
3 2044 106 324 551



N° D'ORDRE
208

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES

PAR

M. Arthur **GRIS**

1re THÈSE DE BOTANIQUE. Recherches microscopiques sur la Chlorophylle.

2e THÈSE. Propositions de Zoologie et de Géologie données par la Faculté.

Soutenues le 20 novembre 1857 devant la commission d'examen.

MM. MILNE EDWARDS, *Président.*

Amaury BRONGNIART,
PAYER, } *Examinateurs.*

PARIS,
IMPRIMERIE DE L. MARTINET,
RUE MIGNON, 2.
1857.

N° D'ORDRE
208.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES

PAR

M. ARTHUR GRIS

1re THÈSE DE BOTANIQUE. Recherches microscopiques sur la Chlorophylle.

2e THÈSE. Propositions de Zoologie et de Géologie données par la Faculté.

Soutenues le 20 novembre 1857 devant la commission d'examen.

MM. MILNE EDWARDS, *Président*.

ADOLPHE BRONGNIART,
PAYER, } *Examinateurs*.

PARIS,
IMPRIMERIE DE L. MARTINET,
RUE MIGNON, 2.

1857.

ACADÉMIE DE PARIS.

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS.

Doyen	MILNE EDWARDS, Professeur.	Zoologie, Anatomie, Physiologie.
Professeurs honoraires.	BIOT.	
	PONCELET.	
Professeurs	DUMAS	Chimie.
	DESPRETZ	Physique.
	DELAFOSSE	Minéralogie.
	BALARD	Chimie.
	LEFÉBURE DE FOURCY . . .	Calcul différentiel et intégral.
	CHARLES.	Géométrie supérieure.
	LEVERRIER	Astronomie physique.
	DUHAMEL	Algèbre supérieure.
	PUISEUX.	Astronomie mathématique et Mécanique céleste.
	GEOFFROY-SAINT-HILAIRE .	Anatomie, Physiologie comparée, Zoologie.
	LAMÉ.	Calcul des probabilités et Physique mathématique.
	DELAUNAY.	Mécanique physique.
	PAYER	Botanique.
	CL. BERNARD	Physiologie générale.
	P. DESAINS.	Physique.
	HÉBERT	Géologie.
	LIOUVILLE.	Mécanique.
Agrégés	BERTRAND.	Sciences mathématiques.
	J. VIEILLE	
	MASSON.	Sciences physiques.
	PELIGOT.	
	DUCHARTRE	Sciences naturelles.
Secrétaire	E. PREZ-REYNIER.	

A LA MÉMOIRE DE MON PÈRE.

A MA MÈRE.

A MONSIEUR

ADOLPHE BRONGNIART,

MEMBRE DE L'INSTITUT,

PROFESSEUR DE BOTANIQUE AU MUSÉUM.

Monsieur,

Vous m'avez permis de placer votre nom en tête de ce travail; ce sont vos conseils bienveillants et précieux qui ont dirigé mes recherches; daignez donc agréer ici l'expression de ma vive reconnaissance.

Arthur GRIS.

RECHERCHES MICROSCOPIQUES

SUR

LA CHLOROPHYLLE.

Mon père ayant démontré qu'une plante chlorosée reverdit et se ranime sous l'influence des sels de fer, je songeai à étudier au microscope comment la matière verte se modifie dans la chlorose, et comment se fait la revivification de cette matière verte sous l'influence des composés ferrugineux; mais je m'aperçus bientôt qu'il fallait, pour comprendre ces phénomènes, connaître d'abord la chlorophylle normale à l'état jeune, puis à l'état adulte. Je commençai donc par étudier son mode de développement, et ce sujet forme le premier et le plus long chapitre de ma thèse. Il me fut ensuite plus facile de comprendre les phénomènes de la chlorose et de la revivification de la chlorophylle par le fer, phénomènes que j'expose dans un second chapitre. Pour compléter l'histoire des altérations maladives de la chlorophylle, j'examinai les modifications qu'elle subit sous l'influence d'une respiration nocturne longtemps prolongée, et le résultat de ces observations fait l'objet d'un troisième et dernier chapitre.

Résumé historique.

Je vais exposer ici, sans les discuter, les faits et les opinions avancés par les auteurs sur le sujet qui fait l'objet de ce travail, sauf à y revenir plus tard s'il en est besoin.

Le principe qui donne leur coloration aux parties vertes des feuilles était très imparfaitement connu avant les travaux de Pelletier et Caventou. Ils reconnurent, après l'avoir isolé, que ce principe est insoluble dans l'eau; que l'alcool, les graisses, les huiles grasses, l'éther, les dissolutions alcalines de soude et de potasse le dissolvent; que l'acide sulfurique et l'acide acétique

peuvent aussi le dissoudre sans l'altérer; que l'acide chlorhydrique lui fait prendre une teinte jaunâtre; enfin que l'acide nitrique le colore en jaune grisâtre et le décompose. Ces savants placèrent la matière verte des plantes parmi les substances végétales très hydrogénées, et lui donnèrent le nom de chlorophylle.

Des travaux de Berzelius et Mulder, il résulte que la chlorophylle pure renferme de l'azote, et qu'elle est toujours mélangée avec de la graisse. Dans une thèse soutenue à la Faculté des sciences de Paris en 1849, M. Morot confirma le fait du mélange constant de la graisse avec la chlorophylle. « La chlorophylle, dit-il, semble se former avec l'intervention des matières amylacées et de l'ammoniaque sous l'influence de la lumière diffuse, et sa formation est accompagnée d'un dégagement d'eau et d'oxygène. » $C^{18}H^{9}AzO^{8}$ est la formule adoptée par M. Regnault dans son *Traité élémentaire de chimie*, comme expression de la composition chimique de la chlorophylle.

Ce n'est guère qu'en 1837 qu'on commença à avoir des idées assez précises sur la structure et sur la nature des grains de chlorophylle. Nous ne jetterons donc qu'un coup d'œil rapide sur les opinions des auteurs qui ont précédé dans la carrière MM. Mohl, Meyen, Nägeli, etc.

Sprengel et Treviranus (1802-1806) crurent que les grains de chlorophylle étaient des vésicules qui donnaient naissance aux cellules nouvelles. Cette idée fut reprise en 1827 par Turpin, et en 1834 par Raspail. Ils admirent de plus que ces vésicules étaient attachées par un trophosperme à la paroi des cellules dont elles dérivent. Agardh, en 1831, et Mirbel, en 1833, admirent de même la nature vésiculeuse des grains de chlorophylle. Moldenhaver (1812) pensa que les grains de chlorophylle résultaient de la coagulation du suc vert des cellules; Walhenberg crut de même, en 1806, que la chlorophylle dans le végétal vivant était un liquide visqueux, vert, mais qui ne se coagulait en globules qu'après son extraction de la plante. Treviranus qui, en 1814, avait considéré les grains de chlorophylle comme des globules albumineux avec lesquels la matière verte serait entremêlée, annonça, en 1835, que les grains de chlorophylle nagent dans un suc vert moins foncé,

et qu'ils résultent de la transformation de ce suc, lequel s'applique à la face interne de la cellule. En 1824, Dutrochet, dans ses *Recherches sur les mouvements des feuilles*, ayant remarqué qu'à la base du pétiole des feuilles dites articulées, on voit un bourrelet composé d'un tissu cellulaire fin et délicat, et garni d'une très grande quantité de petits grains verts, considéra ces grains comme autant de corpuscules nerveux.

Nous arrivons enfin à l'année 1837, pendant laquelle les observations se multiplient.

Nous avons consulté les *Éléments de philosophie botanique de Link*, publiés en 1837 (1). On lit au paragraphe 41 : « Les cellules contiennent souvent des vésicules dans lesquelles la matière verte n'est pas encore à l'état parfait, ou bien a pâli » Au paragraphe 44, l'auteur s'exprime ainsi : « Un suc vert se trouve surtout dans les cellules exposées à la lumière d'une très jeune tige, des feuilles, du calice, de l'embryon. Rarement tout celui qui existe dans les cellules est renfermé dans ces vésicules dont nous avons parlé plus haut, et, la plupart du temps, il est répandu autour des vésicules à la façon d'un nuage que Meyen a vu elliptique dans la Vallisnérie, et que j'ai vu moi-même. Il est des cellules, mais rarement, dans lesquelles un suc vert se trouve sans vésicules ; ces vésicules sont quelquefois composées, c'est-à-dire que de grosses vésicules en renferment quelquefois de plus petites..... Le pigment vert ne semble pas se préparer dans les vésicules, mais les vésicules semblent plutôt se former dans la chlorophylle. »

Dans son *Nouveau système de physiologie des plantes* (2), Meyen nie la structure vésiculaire des grains de chlorophylle, qu'il avait admise, en 1828 et en 1830, après l'examen de spores de Conferves à l'aide de faibles grossissements. Il présume que les grains de chlorophylle sont formés de petites masses albumineuses teintes en vert par la chlorophylle proprement dite. Il a remarqué, surtout dans les Cycadées, des masses irrégulières d'une substance teinte en vert colorant la paroi intérieure des cellules, et souvent

(1) *Grundlehren der Kräuterkunde*, von Heinr. Fried. Link. Berlin, 1837.
(2) *Neues System der Pflanzen Physiologie*, von P.-J.-F. Meyen. Berlin, 1837.

accompagnées de grains ordinaires, lesquels sont formés de cette même substance. Quant à la disposition des grains de chlorophylle, ils sont placés, en général, sans ordre, et attachés la plupart du temps à la paroi de la cellule. Cependant ils nagent librement quand le jus de la cellule se meut : dans les Aloe, les grains sont souvent disposés en croix ; dans les Cactus, outre cette dernière disposition, les grains, liés par une masse glutineuse et incolore, semblent réunis en petits amas. Il observe dans le *Vallisneria spiralis*, et dans un grand nombre de plantes succulentes, des appendices d'un vert pâle qu'il appelle atmosphères muqueuses des grains de chlorophylle. Il pense encore que la substance muqueuse du nucléus est peut-être la même qui sert au *substratum* de la couleur verte dans les grains de chlorophylle.

Le premier travail de M. Mohl sur la chlorophylle (1) a eu beaucoup de retentissement, et a servi de base à tout ce qui a été dit sur la matière colorante verte des végétaux dans nos traités de botanique. M. Mohl reconnut que la chlorophylle se présente, tantôt en masses irrégulières, tantôt en corpuscules de forme déterminée : il l'appelle, dans le premier cas, chlorophylle amorphe. Quant à la disposition des grains, ils sont le plus souvent fixés à la paroi cellulaire et ne possèdent pas de trophosperme, comme l'avaient cru Turpin et Raspail. Quelquefois ils nagent dans le suc cellulaire (*Stratiotes*, *Vallisneria*). Il n'est pas rare de les voir réunis en une masse dense au milieu de la cellule. Dans ce cas ils sont placés quelquefois autour du nucléus (*Orontium*) ; dans d'autres cas le nucléus manque, ou lorsqu'il existe, la position des grains n'a aucun rapport avec celle qu'il prend lui-même. Pour ce qui regarde leur structure, M. Mohl déclare que dans les grains de chlorophylle bien développés, on rencontre toujours un ou plusieurs noyaux d'amidon plus ou moins volumineux, plongés dans une masse gélatineuse teinte en vert. Cette présence constante des grains d'amidon dans les grains de chlorophylle a été considérée comme le fait principal le plus intéressant sous le rapport anatomique et physiologique (voyez les travaux de Berzelius et Mulder, la thèse de M. Morot).

(1) *Annales des sciences naturelles*, IX, p. 150 (mars 1837).

Nägeli a publié, en 1846 (1), un travail dans lequel il admet complétement la nature vésiculaire des grains de chlorophylle. L'identité entre la cellule et la vésicule est pour lui aussi claire que le jour. Si la cellule est l'élément immédiat des plantes, dit-il, la vésicule en est l'organe élémentaire médiat, comme constituant une partie de la cellule. Comme les cellules, les vésicules peuvent passer de la forme sphérique à la forme tabulaire, filiforme, étoilée, enfin parenchymateuse sous l'effet de la pression. Dans l'altération maladive des feuilles de Fougères, d'Hépatiques, de Mousses, les vésicules sont plus grosses, l'intérieur se décolore, et devient une masse liquide, transparente, semée de grains. A cet état, il n'est pas possible de la distinguer d'une cellule. Sur la naissance des vésicules de couleur, qui se développent librement dans l'intérieur de la cellule, l'auteur ne sait rien : ce sont de petits grains verts qui, après un développement suffisant, laissent reconnaître une structure vésiculaire. Ces vésicules se développent ensuite par division d'une vésicule mère. La masse s'étend en longueur, se divise par une paroi, et se sépare en deux nouvelles vésicules colorées (Nitella, Fougères, Algues). L'accroissement des vésicules est le plus grand possible chez celles qui naissent libres dans la cellule, et qui se manifestent d'abord comme de petits grains; il est le plus faible chez celles nées par la division d'une cellule-mère. Quant aux modifications qui se passent dans les vésicules, 1° l'intérieur peut demeurer homogène pendant toute la durée de la vie de la cellule; 2° il se développe un, deux, cinq gros noyaux, ou bien des grains excessivement petits d'amidon; 3° dans l'intérieur homogène et coloré naissent des grains qui grossissent et remplissent la vésicule, la chlorophylle et la membrane de la vésicule disparaissent, et le noyau d'amidon reste libre dans la cellule; 4° quelquefois, mais rarement, on voit dans les vésicules de petits grains dont la nature est voisine de celle de l'inuline.

On lit dans un travail de M. Quekett sur le développement de l'amidon et de la chlorophylle (2) : « Relativement à l'origine de

(1) *Zeitschrift für Wissenschaftliche Botanik*, von M.-J. Schleiden und Carl Nägeli. Zurich, 1846.

(2) *Annales d'histoire naturelle de Londres*, t. XVIII, p. 193; 1846.

la chlorophylle dans les plantes que j'ai examinées, le même mode de développement paraît avoir lieu que pour l'amidon, à savoir que les granules prennent naissance d'une cellule nucléaire. » L'auteur cite la cuticule de la très jeune fronde de *Scolopendrium vulgare* comme en offrant un exemple; mais il ajoute que la première origine de la chlorophylle est tellement confondue avec la formation de la cellule elle-même, qu'il est impossible par la dissection d'arriver à savoir où a lieu sa formation.

MM. Goeppert et Cohn (1) ont publié, en 1849, un travail sur le *Nitella flexilis*, dans lequel on trouve l'exposé de quelques faits favorables, selon eux, à la théorie vésiculaire des grains de chlorophylle soutenue par Meyen et Nägeli, et contraire aux idées de M. Mohl. On ne saurait, selon eux, découvrir la structure des grains de chlorophylle contenus dans la cellule vivante; mais si l'on tue cette cellule par une blessure mécanique ou chimique, les globules se transforment, et laissent voir aisément leur contenu intérieur qui consiste en plusieurs corpuscules solides.... Quand les grains se sont échappés dans l'eau, ils se gonflent : la coloration verte se répartit faiblement sur toute la surface du globule; en certains cas, elle reste couchée en une place comme un petit amas vert, tandis que le reste devient incolore comme l'eau. Ils se crèvent ensuite par l'effet de l'endosmose, laissent échapper les corps intérieurs qu'ils renferment, et s'amincissant, se déformant peu à peu, ils disparaissent finalement à l'œil par dissolution. Ces phénomènes, disent les auteurs, prêtent un grand poids à cette idée que, dans le *Nitella*, les globules de chlorophylle sont des vésicules cellulaires délicates, composées d'une membrane claire comme le verre, se gonflant dans l'eau, et d'un contenu vert fluide avec plusieurs noyaux solides.

M. W. Hofmeister, dans son étude sur l'*Anthoceros lævis* (2), a remarqué que, dans de très jeunes cellules, une matière colorante, composée de nombreuses particules colorées, incommensu-

(1) *Botanische Zeitung*, 1849, p. 681 : *Ueber die Rotation des Zellinhaltes in Nitella flexilis.*

(2) *Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen*, etc., von Wilhelm Hofmeister. Leipzig, 1851.

rables, apparaît à la surface extérieure du nucléus. Chez les cellules plus anciennes, la matière colorante apparaît enveloppée par une vessie qui entoure le nucléus. Cette vessie, en général sphérique, devient aplatie ou fusiforme dans les cellules allongées de l'intérieur des branches de la tige. La division de ces cellules est toujours précédée de la duplication de la vésicule de chlorophylle. Chez le *Fissidens*, l'auteur a vu une mucosité homogène verdâtre entourer le nucléus des cellules situées à la base de la feuille. Quand les cellules sont prêtes à se diviser, la mucosité verdâtre se partage en deux masses sphériques, dont chacune renferme un des deux nucléus formés aux dépens du nucléus primaire. A l'intérieur des cellules plus âgées, le nucléus disparaît, mais en même temps le nombre des vésicules s'élève de 2 à 4, 6 et plus. Dans une note, page 10, l'auteur s'exprime ainsi : « L'histoire vitale des corpuscules de chlorophylle est encore obscure. Quelquefois ce sont, à n'en pas douter, des vésicules, à la paroi intérieure desquelles est attachée la substance verte, à demi molle, transparente ou grumeleuse. D'autres fois, elles apparaissent comme de petites masses homogènes, ou bien renfermant des noyaux plus solides. Il n'est pas invraisemblable que même les corpuscules de chlorophylle de cette dernière espèce sont des vésicules dans leur premier degré de développement Je suis disposé à croire que la naissance des corpuscules de chlorophylle est celle-ci : Dans les jeunes cellules, la chlorophylle apparaît informe, c'est à-dire la substance colorante est répartie en petites particules inappréciables dans le fluide muqueux du contenu. Lors du développement ultérieur, les parties colorantes se réunissent en gouttes sphériques; celles-ci peuvent plus tard se revêtir d'une membrane, et se propager par division. La première partie de cette manière de voir se base presque exclusivement sur les recherches pratiquées sur l'*Anthoceros*, et que j'ai communiquées dans la section précédente; cependant des observations sur les boutons de *Blasia*, de *Metzgeria*, ne sont pas en contradiction avec elles. Une solution complète de la question ne sera sans doute possible qu'après un nouveau perfectionnement du microscope. »

En 1853, Nägeli, admettant toujours que les grains de chloro-

phylle sont des vésicules, reconnaît que ces vésicules n'ont pas une membrane cellulosique. « Dans les formations qui existent dans le suc cellulaire, dit-il, et qui sont composées de substances protéiques, les surfaces présentent une condensation membraniforme, là où elles sont en contact avec le suc cellulaire par l'action de celui-ci. »

Examinons maintenant le dernier travail de M. Mohl. Après avoir nié la structure vésiculaire des grains, il reconnaît, quant à leur structure, deux variétés de ces grains : les uns ne renferment pas d'amidon, mais des granules qui brunissent par l'iode, et leur matière verte subit des changements remarquables sous l'influence de l'eau ; les autres renferment un ou plusieurs grains d'amidon, et leur matière verte n'est point influencée par l'eau (dans son premier travail, M. Mohl était bien loin d'admettre cette division des grains amylacés et non amylacés). Il considère encore que l'amidon et la chlorophylle sont deux formations complétement indépendantes. Quant à la position des grains, on ne les trouve jamais nageant librement dans le suc cellulaire ; constamment, ils sont reliés au protoplasma. Dans la grande majorité des cas, ils s'appliquent contre les parois des cellules, enfoncés pour la plupart du temps dans une matière mucilagineuse, transparente, qui les rattache à la face interne de l'utricule primordiale, ou avec laquelle ils se meuvent en courants (Vallisnérie).

Le plus souvent on ne constate pas de rapport précis entre les grains pariétaux de chlorophylle et le nucléus, pas plus qu'avec les petits courants de protoplasma qui en partent, tandis que quelquefois ces rapports sont évidents, comme on le voit dans les cellules parenchymateuses de la tige des *Selaginella*, dans les cellules sous-jacentes à la couche subéreuse, chez les Pommes de terre qui reverdissent à la lumière. M. Mohl a vu, comme M. Hofmeister, le nucléus des cellules de l'*Anthoceros lævis* entouré d'une masse de protoplasma, qui s'étend en prolongements rayonnants, et colorée en vert vif. « Pour qu'il se forme de la chlorophylle, dit-il, d'après les faits qu'il a observés sur le *Zygnema* et l'*Anthoceros*, il faut seulement que de la matière verte se développant dans une cellule se rattache à une masse de substance protéique, quelle que

soit la disposition de celle-ci. Il n'existe pas d'organe élémentaire comparable pour son organisation à la cellule qui se montre uniformément le même dans toutes les plantes pourvues de chlorophylle, ni auquel soit spécialement confiée la production de cette matière.

CHAPITRE I.

DÉVELOPPEMENT DE LA CHLOROPHYLLE.

Dans les feuilles centrales, et par conséquent très jeunes de la rosette du *Sempervivum tectorum*, la cellule ne renferme souvent qu'un grand nucléus, d'où partent des rayons qui se bifurquent, et dont les dernières dichotomies s'effacent près des bords de la section (pl. 5, fig. 1). Ces rayons sont constitués par des courants d'une matière demi-fluide, et contenant un nombre immense des granulations, les unes très petites, les autres plus volumineuses et de couleur verte. Tantôt les granulations cheminent lentement en se dirigeant vers le nucléus, tantôt s'en éloignent dans d'autres courants pour aller s'accoler contre les bords de la section, et se réunir par confluence en petites masses vertes. Le nucléus présente de même, par la fusion des petites granulations que les courants lui apportent des gouttelettes d'un beau vert qui s'accumulent en quelque point de sa surface. On peut le voir aussi complétement recouvert d'une gelée verte, qui souvent déborde autour de lui (pl. 5, fig. 2).

Examinons maintenant les changements de volume et de constitution du grain de chlorophylle, en allant des feuilles supérieures aux feuilles externes de la rosette. Les grains que nous allons mesurer, en prenant, comme nous le ferons constamment par la suite, le *centième de millimètre pour unité*, ont été pris dans nos coupes parmi ceux qui pouvaient le plus facilement être étudiés quant à leur constitution, et par conséquent pris au hasard quant à leur volume.

Une feuille de 1 centimètre 1/2 de longueur présentait des grains sphériques formés d'une masse d'apparence incolore, et contenant de deux à trois granules verts qui apparaissent sous la forme de

ponctuations noires, si l'on fait varier convenablement la distance focale. Le diamètre des grains était d'environ 0,25.

Une feuille de 1 centimètre 75 de longueur renfermait des grains contenant de quatre à six granules. Le diamètre des grains sphériques était de 0,33 (voyez successivement les figures 21, 22, 23 24, 25 de la planche 9).

Une feuille de 2 centimètres de longueur présentait des grains contenant de six à huit granules. Le diamètre du grain mesuré était encore de 0,33.

Une feuille de 2 centimètres 25 contenait des grains offrant de douze à quinze ponctuations; le diamètre d'un grain sphérique étant de 0,49.

Une feuille de 2 centimètres 75 présentait des grains contenant de quinze à vingt ponctuations; le diamètre des grains sphériques étant de 0,50.

Enfin, dans la feuille adulte, le diamètre d'un grain sphérique était environ de 0,67, et le nombre des granulations relativement considérable. Dans ces grains, on reconnaît aisément que les granulations sont amylacées, mais dans les jeunes grains les ponctuations sont si petites, qu'on ne peut pour ainsi dire que deviner leur nature.

Il résulte de tout ceci qu'à mesure qu'on s'abaisse des feuilles supérieures ou internes vers les feuilles inférieures ou externes, le diamètre des grains de chlorophylle augmente. Dans cet exemple, nous l'avons vu successivement grandir comme les nombres, 2, 3, 4, 5, 6, en sorte qu'il a triplé de longueur, et en même temps le nombre des granulations s'accroît, mais dans une proportion beaucoup plus forte.

Si l'on examine les cellules du parenchyme d'une feuille centrale d'un bourgeon du *Vanilla planifolia*, on trouve que chaque cellule porte en un point quelconque de ses parois un nucléus assez volumineux, tantôt couvert de matière verte (pl. 5, fig. 6), tantôt laissant déborder autour de lui cette matière qui s'étend sur les parois de la cellule. Dans une jeune feuille un peu plus avancée dans son développement, les grains commencent à apparaître autour du nucléus. J'en ai vu d'ellipsoïdes, dont le diamètre variait

de 0,32 à 0,40, et qui contenaient chacun une, deux ou trois granulations. Au fur et à mesure que la feuille grandit, on voit le diamètre des grains et le nombre des noyaux qu'ils contiennent s'accroître parallèlement. A tous ces états de développement, on trouve autour du nucléus et des grains de chlorophylle des granules mobiles, qui semblent tout à fait analogues à ceux qui sont contenus dans ces mêmes grains. Remarquons encore que plus la cellule et son contenu s'approchent de leur complet état de développement, plus le nombre des grains de chlorophylle qui se sont écartés du nucléus est considérable. Enfin dans la feuille adulte et normale, le diamètre des grains s'élève de 0,80 à 1 centième de millimètre, et ils contiennent un grand nombre de granules, qui parfois semblent comme hérisser la surface du grain. Si on les traite par l'éther bouillant, puis par le chloro-iodure de zinc, la pâte du grain rougit, les noyaux prennent une couleur foncée, mais qui n'est pas encore assez caractéristique. Si alors on les traite par la potasse caustique, puis de nouveau par le chloro-iodure de zinc, les noyaux apparaissent d'un bleu noir dans la masse rouge du grain, ou bien toute la masse du grain prend une teinte d'un bleu foncé.

Si l'on observe maintenant ce qui se passe dans les cellules sous-épidermiques d'une feuille adulte, on remarquera que des grains à divers états de développement enveloppent le nucléus. Ici, comme attachées à la surface du nucléus, sont de petites sphères d'un diamètre de 0,32 à 0,40, présentant un seul petit noyau vert (pl. 7, fig. 3 et 4). Là les grains, semblant toujours adhérer à la surface du nucléus, présentent 4, 5 ou 6 noyaux, et leur diamètre peut s'élever jusqu'à 0,50 (pl. 7, fig. 13). Ailleurs les grains, plus ou moins rapprochés du nucléus, et dont le diamètre est de 0,64, sont d'un vert très intense, et présentent un nombre de granulations assez notable. Enfin on rencontre dans ces mêmes cellules des grains qui ont atteint à peu de chose près leur état normal, et qui semblent en général s'être écartés du nucléus. Examinons maintenant les cellules sous-épidermiques des feuilles de Vanille en voie de développement. Des cellules d'une très jeune feuille, à peu près sphériques et d'un diamètre de 2 centièmes de millimètre,

renfermaient un nucléus ressemblant à une grosse goutte demi-fluide, incolore ou légèrement bleuâtre (pl. 8, fig. 7). Il n'y a encore là, en général, aucune trace de matière verte : mais dans la même coupe, au troisième rang des cellules sous-épidermiques, déjà les bords du nucléus laissent échapper une sorte de gelée, qui s'enduit partiellement d'un revêtement vert intense (pl. 5, fig. 15), et dans les cellules profondes du parenchyme des grains de chlorophylle verts sont déjà disposés en cercle autour du nucléus. Ces premières observations démontrent que la chlorophylle subit un arrêt de développement dans les cellules sous-épidermiques. Mais observons actuellement une feuille un peu plus développée. Le premier rang des cellules sous-épidermiques nous offrira des nucléus recouverts ou bordés de cette gelée verte, qui n'apparaissait que dans le troisième rang des cellules sous-épidermiques de la feuille plus jeune (pl. 5, fig. 13 et 14) ; d'autres cellules présenteront même des nucléus entourés d'un cercle de véritables grains de chlorophylle, dont le nombre et le diamètre peuvent varier d'une cellule à l'autre (pl. 9, fig. 12). Mais ce nombre est toujours peu considérable, et le diamètre des grains ne dépasse pas en général 0,32 dans les coupes que j'ai examinées. Dans les cellules parenchymateuses de la même coupe, le diamètre des grains s'élevait de 0,64 à 0,80, et leur nombre était très considérable, relativement à ce même nombre dans les cellules sous-épidermiques (pl. 9, fig. 11) ; de plus, il y avait une uniformité, une constance dans le degré de développement de ces grains, qui n'existait pas dans les cellules sous-épidermiques. Il résulte de ces dernières observations que le ralentissement dans le développement de la chlorophylle ne se fait pas avec une égale intensité chez les différentes cellules sous-épidermiques. Nous ferons une dernière remarque. L'apparition des sphérules incolores à un seul noyau qui adhèrent à la surface du nucléus, et font en quelque sorte corps avec lui, ces grains de chlorophylle d'âge différent, rangés autour de ce même nucléus, dans les cellules sous-épidermiques des feuilles adultes, ne semblent-ils pas démontrer l'existence d'une création nouvelle de grains de chlorophylle, création dont le mode est peut-être un peu différent de celui qui se pratique

dans les mêmes cellules, lors de la première jeunesse de la feuille?

Dans l'*Aucuba Japonica*, de très jeunes feuilles nous montrent dans leurs cellules un nucléus entièrement couvert d'une gelée verte, lisse (pl. 6, fig 5, *a*) ; quelquefois cette gelée verte s'épanche en deux prolongements, qui vont s'appuyer sur les bords de la section transversale de la cellule, et s'étendent peu à peu le long de ces bords (pl. 6, fig. 5, *b*). Dans un degré de développement un peu plus avancé, cette gelée verte se mamelonne sur le nucléus ou autour du nucléus (pl. 6, fig. 6 et 7). Les mamelons ainsi formés s'isolent peu à peu, se dégagent de la masse verte qui les baigne, et forment enfin des grains libres qui sont presque toujours disposés en cercle autour du nucléus (pl. 6, fig. 8, et pl. 9, fig. 17). Si l'on traite par l'eau iodée ces grains de chlorophylle libres, on les voit bleuir sensiblement, et cette couleur se manifeste déjà sur les mamelons qui apparaissent au sein même de la gelée verte. L'isolement des grains résulte donc du développement dans la gelée verte de gros noyaux d'amidon qui s'enveloppent dans cette gelée. Les différents états que je viens de décrire peuvent se présenter dans la même coupe ; mais telle ou telle forme prédomine en général dans l'ensemble des cellules, suivant l'âge de la feuille, comme il est naturel de le penser.

Des cellules hexagonales très petites, observées dans de jeunes feuilles de *Pomme de terre*, présentaient un nucléus central entouré, à une petite distance de ses bords, d'un cercle de fines granulations vaguement colorées en vert, et formant comme une auréole nuageuse (pl. 6, fig. 10). Des cellules d'une forme un peu irrégulière, mais d'une dimension à peu près égale, présentaient un réseau granuleux très vert (pl. 6, fig. 12). Enfin des cellules oblongues, examinées dans des feuilles un peu plus avancées dans leur développement, étaient entièrement remplies d'une matière verte, granuleuse, d'une coloration très vive (pl. 6, fig. 11). Dans certaines d'entre elles, le nucléus formait un cercle blanc, d'un diamètre égal à 0,64.

Si, maintenant, nous examinons une feuille beaucoup plus développée, et dont les cellules longitudinales, situées sous l'épiderme

supérieur, peuvent atteindre 9 centièmes de millimètre, nous verrons que, dans cette même feuille et dans la même coupe, on trouve la chlorophylle à divers états de développement. Une cellule, par exemple, sera remplie d'une gelée verte complétement granuleuse; une cellule placée à quelque distance de celle-ci offrira sur sa paroi antérieure des grains de chlorophylle aplatis, isolés, de forme polyédrique, lisses ou ne présentant que de vagues ponctuations (pl. 6, fig. 13); enfin une troisième cellule, que je considère comme présentant un état de développement plus avancé, contiendra des grains sphériques d'un diamètre variant de 0,32 à 0,50, formés d'une sphère peu colorée, et contenant quelques granulations (pl. 9, fig. 16). Des granulations analogues sont éparses dans l'intérieur de la cellule, et s'agitent d'un mouvement brownien autour de ces grains. Quand la feuille a atteint son état adulte, les grains de chlorophylle ont un diamètre variant de 0,50 à 0,64; ils renferment tantôt des ponctuations à peu près sphériques et quelquefois un peu vagues, tantôt des noyaux qui semblent lenticulaires et à contours bien arrêtés. Si l'on soumet ces grains à l'action de la potasse, les noyaux se gonflent; si on les traite directement par le chloro-iodure de zinc, ils bleuissent (pl. 6, fig. 18).

J'ai vu dans de jeunes feuilles d'*Hydrangea Hortensia* une gelée verte s'épancher du nucléus sur les parois de la cellule; ces parois se revêtir complétement de la gelée verte granuleuse; enfin des noyaux plus sombres apparaître dans cette masse, puis s'isoler peu à peu pour former les grains de chlorophylle (pl. 9, fig. 18, 19, 20). Ceux-ci sont sphériques ou oblongs à l'état adulte, et leur diamètre peut varier de 0,64 à 1,50, ce dernier nombre représentant la longueur du grand axe dans les grains oblongs. Ces grains renferment souvent plusieurs noyaux amylacés, volumineux, qui bleuissent par la simple application directe de l'eau iodée ou du chloro-iodure de zinc. Ces noyaux sont répandus en grand nombre dans la cellule, et se meuvent autour des grains de chlorophylle.

J'ai observé des feuilles à divers états de développement et de coloration dans un oignon de *Lilium album*, qui commençait à se développer au printemps dans une demi-obscurité. J'ai suivi le

développement de la chlorophylle dans de jeunes feuilles présentant des états de coloration variant du blanc au vert, étudiant jour par jour l'évolution de la matière verte qui, sous l'influence de la lumière, produisait ces degrés successifs de coloration dans les feuilles.

De jeunes feuilles complétement blanches, dont le plus grand axe des cellules était de 2 centièmes de millimètre environ, contenaient chacune un nucléus dont le plus grand diamètre pouvait atteindre 1,64 (pl. 7, fig. 14), en un mot qui remplissait presque la capacité de la cellule. Ces cellules renfermaient parfois de très petites granulations mobiles, mais sans rapport de position avec le nucléus.

Dans de jeunes feuilles d'un vert jaunâtre (pl. 6, fig. 1), la surface des cellules est parcourue par un réseau de courants émanés du nucléus dont les mailles se relient sur les parois antérieure et postérieure de la cellule. Ces courants charrient de très petites granulations ou gouttelettes vertes. Il est presque impossible d'achever à la chambre claire un dessin de ce réseau, et de fixer la dimension des granules qu'il charrie, ces granules verts augmentant presque subitement, et passant tout à coup d'un diamètre inappréciable à un certain volume.

Dans une jeune feuille d'un vert un peu plus intense, les bords de la section transversale des cellules sont limités par une zone uniforme verte qui suit les ondulations des parois (pl. 6, fig. 2). Si on considère ces cellules dans des coupes faites parallèlement à la surface de la feuille, on les trouve contenant une matière granuleuse verte qui, tantôt remplit complétement la cellule et voile le nucléus (pl. 6, fig. 3), tantôt laisse autour de cet organe un espace vide incolore plus ou moins considérable.

Considérons enfin une feuille d'un vert franc; dans une coupe perpendiculaire à la surface de la feuille, la zone verte, qui s'étend le long des parois de la cellule, présente des noyaux obscurs, qui sont les premiers indices de la formation des grains de chlorophylle. D'autres cellules montrent des grains hémisphériques d'un beau vert, appliqués par la partie plane de leur surface sur les bords de la section transversale de la cellule (pl. 6, fig. 4).

Mais revenons un peu sur nos pas. Dans des feuilles d'un vert jaunâtre, certaines cellules contenaient des sphères nombreuses voisines du nucléus, bordées d'une auréole de granulations incolores semblables à d'autres granulations qu'on retrouve en grand nombre dans les cellules. Ces sphères sont, tantôt complétement incolores, tantôt contiennent une petite ponctuation verte. Dans des feuilles assez vertes, certaines cellules présentent de même des sphères régulièrement bordées de petites granulations blanches et colorées très faiblement.

Enfin dans les mêmes feuilles, mais dans les cellules voisines des vaisseaux, la surface du nucléus est souvent couverte ou entourée de petites sphères incolores, contenant un, deux ou trois granules verts d'un diamètre sensible, qui bleuissent sous l'influence de l'eau iodée (pl. 6, fig. 9).

Ces sphères concourent, pour leur part, à la coloration générale de la feuille, et ces grains de chlorophylle semblent avoir un mode de génération différent de celui que nous avons décrit pour ceux qui procèdent de la gelée verte primitive

Dans des feuilles de *Magnolia* (pl. 6, fig. 16), de Fève, de Haricot, le développement de la chlorophylle se fait comme nous l'avons indiqué, pour l'*Hydrangea hortensia*, le Lis, etc.

Étudions maintenant, sous le rapport de leur forme, de leur structure et de leur développement, les grains de chlorophylle qui donnent une belle coloration aux bulbes des *Phajus* et des *Acanthophippium*.

Les cellules sous-épidermiques du bulbe vert des diverses espèces de *Phajus* contiennent des grains de chlorophylle qui, sous des formes diverses, ont une structure uniforme. Ils sont fortement colorés en vert, très granuleux : si on les traite par l'éther bouillant, ils deviennent incolores en conservant leur structure granuleuse. Sous l'action du chloro-iodure de zinc étendu d'eau, la masse du grain est fortement rougie; mais ni dans sa coloration générale, ni dans la coloration particulière des petits granules, on ne reconnaît la présence de l'amidon. La forme de ces grains est très variable suivant les espèces et même dans la même espèce. Tantôt ils sont sphériques, et leur diamètre varie de 0,50 à 0,75; tantôt ils

sont ovoïdes, et peuvent atteindre 1 centième de millimètre en longueur, 0,75 en largeur. Ailleurs ils sont très allongés, comme fusiformes; dans ce cas leurs extrémités sont incolores, et ils présentent à leur partie moyenne une ligne ou un raphé pareillement incolore (pl. 5, fig. 7). Dans le *Phajus grandiflorus*, on trouve des grains quadrilatères à angles arrondis, et qui présentent une zone très faiblement colorée et dirigée suivant la diagonale. La largeur de ces grains est de 1 centième de millimètre environ, et leur largeur de 0,75 (pl. 5, fig. 4 *c*). A côté de grains de chlorophylle complétement verts, on voit souvent dans les cellules sous épidermiques, du *Phajus Wallichii*, par exemple, des sphères aussi incolores que l'eau, et dont une partie de la surface seulement est enduite de matière verte. Ces sphères sont presque toujours, comme les autres grains, très régulièrement disposées autour du nucléus (pl. 6, fig. 14). Comme on pourrait penser que ces sphères, partiellement enduites de matière verte, présentent seulement un curieux phénomène des effets de l'eau sur ces grains de chlorophylle, phénomène plus ou moins analogue à ceux que MM. Mohl, Gœppert et Cohn ont observés dans certains cas, nous ferons remarquer que des préparations placées à sec sur le porte-objet du microscope nous ont offert les mêmes résultats. Nous croyons que ces sphères, partiellement enduites de matière verte, sont des grains de chlorophylle qui n'ont pas encore atteint leur état adulte. Des sphères analogues s'observent autour du nucléus dans les couches externes du tissu vert d'une Pomme de terre soumise à l'action de la lumière (fig. 17, pl. 6).

Dans les cellules sous-épidermiques du bulbe des *Acanthophippium*, la forme des grains est très variable. Dans les parties très vertes du bulbe, les grains sont, en général, des ellipsoïdes renflés qui présentent un raphé peu coloré à leur partie moyenne. Leur longueur est de 0,80, et leur largeur d'environ 0,60. D'autres grains offrent une forme aussi rare qu'élégante (pl. 5, fig. 4, *e*). Ils sont renflés en leur milieu, et terminés, à chacune de leurs extrémités, par une pointe fine assez longue et incolore, la partie moyenne seule étant colorée d'un vert vif. Le grain tout entier a une longueur d'environ 1,50; la partie verte renflée a

0,50 de longueur sur 0,40 de largeur. Dans les cellules sous-épidermiques d'une partie peu colorée du bulbe, on trouve des corps allongés, légèrement teintés en vert, finement granuleux, tantôt renflés, tantôt amincis à leurs deux extrémités, et atteignant en longueur de 1 centième de millimètre à 1,50 (pl. 5, fig. 10).

Si on les traite par l'éther, puis par l'eau iodée, ils se dissolvent en laissant un résidu muqueux, granuleux, jaunâtre, qui indique qu'ils sont composés, comme les formations analogues étudiées plus haut, de graisse et d'une matière protéique. Si on pénètre dans l'intérieur du parenchyme, on trouve des grains oblongs, qui peuvent atteindre 1,50 en longueur et 0,50 en largeur. Ils sont très verts et présentent la même structure. Enfin si on atteint les régions centrales du bulbe, on rencontre des grains de chlorophylle qui ressemblent à des glands de Chêne (pl. 9, fig. 2 et 3), dont le fruit serait représenté par un volumineux noyau d'amidon, et la cupule par une enveloppe albumino-graisseuse recouverte de matière verte et fortement granuleuse.

La structure de ces grains est donc analogue à celle des grains qu'on trouve dans les cellules sous-épidermiques; mais il s'y est ajouté un nouvel élément : c'est ce gros noyau d'amidon qui fait hernie au dehors. Ce grain peut atteindre en longueur, du sommet amylacé à la base verte de la cupule, 2,50, la largeur maximum du grain d'amidon étant de 1 centième de millimètre. On voit dans la série des figures *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, fig. 1, pl. 9, comment ce noyau se développe. Il nous semble que la forme du grain de chlorophylle, que nous venons de décrire, ne saurait entrer ni dans l'une ni dans l'autre des deux divisions établies par M. Hugo Mohl. Sa structure très complexe doit lui assurer une place à part. On retrouve cette structure dans certaines espèces de *Begonia* (fig. 4, pl. 9).

Mais comment se developpent ces sphères, ces batonnets, ces corps fusiformes ou quadrilatères qui adhèrent au nucléus, ou se pressent autour de lui dans les cellules sous-épidermiques des *Phajus* et des *Acanthophippium?* Des formations analogues se présentent dans l'épiderme des bulbes de ces mêmes

plantes. Dans le *Phajus Wallichii*, par exemple, les bâtonnets qu'on trouve dans les cellules de l'épiderme peuvent atteindre 1 centième de millimètre en longueur et 0,16 ou 0,17 en largeur, et sont appliqués tantôt par une de leurs extrémités, tantôt par leur partie moyenne à la surface du nucléus (fig. 4, pl. 8). Ils sont incolores ou très légèrement bleuâtres, et présentent à leur surface de fines granulations, et deux ou trois noyaux bleus un peu plus volumineux. Ils ont une structure analogue à celle des formations situées dans les cellules sous-épidermiques, sauf la couleur verte. Dans les *Acanthophippium*, ces bâtonnets de l'épiderme peuvent atteindre 2 centièmes de millimètre en longueur et 1,40 en largeur (fig. 3, pl. 8). Sauf les dimensions, ils sont semblables à ceux que nous venons de décrire dans le *Phajus Wallichii*. Mais dans ces mêmes *Acanthophippium*, on trouve dans les cellules, situées immédiatement sous l'épiderme, des bâtonnets qui ne diffèrent de ceux de l'épiderme que par la couleur verte qui leur est propre. Les bâtonnets de l'épiderme, dans les *Phajus* et les *Acanthophippium*, sont un arrêt de développement des formations situées dans les cellules sous-épidermiques : comment se développent ces bâtonnets de l'épiderme ?

Si on observe le bulbe d'un *Phajus*, on le voit divisé en étages superposés formés par les points d'insertion des feuilles de la plante. La partie la plus âgée de cet axe est la base ; un tissu très jeune le termine. En examinant des fragments d'épiderme enlevés aux différents étages de ce bulbe, il sera peut-être possible de suivre le développement des bâtonnets. Observons donc un lambeau d'épiderme prts dans l'étage supérieur du bulbe du *Phajus Tankervillæ*, par exemple. La plupart des nucléus présentent un nombre plus ou moins considérable de petits noyaux bleuâtres (pl. 8, fig. 2) ; dans d'autres cellules il part du nucléus un ou deux filets muqueux, présentant à leur extrémité libre un des petits noyaux dont nous venons de parler (pl. 8, fig. 1). Plus bas le nombre de ces filets augmente, mais ils sont très vagues. A la partie moyenne du bulbe, ils forment un corps allongé déjà nettement limité (pl. 8, fig. 5). Enfin, dans l'étage inférieur du bulbe, les bâtonnets complétement formés ont leur aspect ordinaire, et présentent deux ou

trois petits noyaux bleus analogues à ceux qu'on trouve dans les courants ou filets muqueux des étages supérieurs. L'origine des bâtonnets dans l'épiderme est donc le nucléus, et leur substance un filet muqueux plastique qui en émane. Ces bâtonnets sont un arrêt de développement des formations analogues situées dans les cellules sous-épidermiques : ces formations ont donc la même origine.

Les cellules sous épidermiques d'une partie très blanche de ce même bulbe présentaient des sphères complétement incolores. Quelle est l'origine de ces sphères ? Le nucléus contenu dans les cellules de ce bulbe contient des noyaux ou nucléoles bleuâtres. Dans certaines cellules, ces nucléoles environnent le nucléus en plus ou moins grand nombre, comme si elles en étaient sorties (fig. 6, pl. 8) ; mais dans d'autres cellules, on trouve ces mêmes nucléoles enveloppées d'une sphère adhérente à la surface du nucléus (fig. 8, pl. 8). Il y a une nucléole pour chaque sphère. Imaginons maintenant que cette partie du bulbe actuellement incolore soit exposée à la lumière : ces sphères se recouvriront de matière verte, d'abord partiellement, puis en totalité. C'est, en effet, ce que nous observons dans les parties du bulbe qui commencent à se colorer. Les grains de chlorophylle, ainsi formés dans ces plantes, procèdent donc directement et sans intermédiaire du nucléus.

Nous avons vu plus haut qu'à la première période de son développement, la chlorophylle apparaît autour du nucléus sous la forme d'une gelée verte dans l'*Hortensia*, le *Sempervivum*, la *Fève*, la *Pomme de terre*, le *Lys*, le *Magnolia*, la *Vanille*, l'*Aucuba Japonica*. On observe la même chose dans les écailles protectrices des bourgeons du *Marronnier d'Inde*, du *Tilleul*, du *Lilas* (pl. 5, fig. 9), du *Groseiller* (fig. 11, pl. 5). Quand la gelée verte s'est transformée en grains de chlorophylle, ceux-ci peuvent persister longtemps autour du nucléus, comme il est aisé de s'en assurer dans un grand nombre de jeunes feuilles. On trouve encore les grains disposés autour du nucléus dans les cellules sous-épidermiques des feuilles à l'état adulte (*Eria velutina*, *Physosiphon*, *Cœlogine fimbriata*, *Pleurothallis* (pl. 9, fig. 14), *Bolbophyllum umbellatum*, *Saxifraga aizoon*, *Pellia epiphylla*, etc., etc.), mais

plus rarement dans le parenchyme de ces mêmes feuilles adultes (*Sempervivum tectorum*, *Eria velutina*, *Aloe tortuosa* (pl. 7, fig. 6), *Aloe obliqua*, *Vanille*, *Crassula*, etc.); alors le nombre des grains de chlorophylle, disséminés à une assez grande distance du nucléus, est plus ou moins considérable.

Pourquoi, dans beaucoup de plantes, la présence des grains de chlorophylle autour du nucléus est-elle aussi manifeste dans les cellules sous-épidermiques, tandis qu'elle ne s'observe pas dans les cellules parenchymateuses de la feuille? Nous voyons là un arrêt de développement : la chlorophylle se développant dans des cellules qui n'appartiennent déjà plus à l'épiderme, mais ne sont pas encore parenchymateuses, se trouve dans des conditions exceptionnelles mixtes qui influent sur sa position, sa forme, son mode de coloration.

D'après les faits nombreux que nous venons d'exposer, est-il possible de nier l'influence du nucléus sur le développement de la chlorophylle? M. Adolphe Brongniart, dans ses leçons, a fixé le rôle de cet organe singulier, en le considérant comme l'organe nourricier de la cellule. Nous citerons ici quelques passages d'un mémoire très récent de M. Pringsheim relatifs aux fonctions du nucléus : « On distingue dans le plasma de la paroi cellulaire deux couches : une extérieure, informe, qui ne contient pas de granulations; l'autre intérieure, épaisse, composée d'une masse granuleuse gluante, dans laquelle sont placés *les grains de chlorophylle et le cytoblast*, etc. Schleiden a attribué un rôle trop important au cytoblast, en lui attribuant la formation de la paroi de la cellule. D'après les expériences de Nägeli, la formation de la paroi n'est pas le moins du monde affectée par la surface du cytoblast... L'existence du cytoblast est d'une importance particulière pour la vie de la cellule; cette importance se démontre par ce fait que son existence est concomitante à la formation de la cellule. Il est certain que, dans les cellules de libre formation qui ont un cytoblast, le cytoblast est la première chose de la jeune cellule qui apparaît, et il est sûr aussi que, dans la division des cellules, l'apparition du cytoblast est la première manifestation du commencement de la division pour les cellules sœurs... Le cytoblast

gouverne dans l'intérieur de la cellule l'ordonnance de cet intérieur. » Nos propres observations nous semblent de nature à donner un grand poids aux considérations qui précèdent, et surtout à ce rôle nutritif attribué par M. Brongniart au nucléus.

MM. Hofmeister et Mohl ont remarqué dans quelques cas, comme nous l'avons vu dans notre résumé historique, les rapports de la chlorophylle avec le nucléus, mais sans s'y arrêter. M. Mohl s'exprime ainsi à notre grand étonnement : « Le plus souvent, on ne constate pas de rapport précis entre les grains pariétaux de chlorophylle et le nucléus..... » Cette proposition, d'après les observations qui précèdent, pourrait être changée en celle-ci, pour ce qui regarde le parenchyme des jeunes feuilles et les cellules sous-épidermiques des feuilles adultes : Le plus souvent, on observe un rapport précis entre les grains de chlorophylle et le nucléus. Nous avons cité dans notre premier chapitre l'opinion de M. Quekett à ce sujet.

Nous avons vu dans ce même résumé que M. Hofmeister, d'après trois ou quatre observations sur les plantes inférieures, *avait été disposé à croire* que, dans les jeunes cellules, la chlorophylle apparaît informe : cette supposition est aujourd'hui confirmée. D'après les nombreux exemples que nous avons cités dans les plantes supérieures, il est démontré pour nous que la chlorophylle, avant d'apparaître en grains, se présente la plupart du temps à l'état amorphe, que cet état amorphe est un état jeune et transitoire. Il n'y a plus aujourd'hui deux formes de chlorophylle, la chlorophylle informe et la chlorophylle en grains. Il y a deux états de la chlorophylle, l'état jeune informe, l'état adulte globulaire. Pour expliquer la formation des corpuscules de chlorophylle, M. Hofmeister suppose que les fines parties colorantes se réunissent en gouttelettes sphériques, et que celles-ci se revêtent d'une membrane et se propagent par division, mode de multiplication adopté déjà par Nägeli. Je n'ai jamais rien vu de semblable.

Je suis forcé, pour des raisons que j'exposerai au chapitre suivant, de reporter à ce chapitre les propositions qui résument, comme je l'entends, le mode de développement de la chlorophylle.

CHAPITRE II.

DE LA CHLOROSE ET DE L'ACTION DES SELS DE FER SUR LA CHLOROSE.

Nous entendons par *chlorose* cet état de langueur et de faiblesse qui se manifeste par une pâleur plus ou moins prononcée des feuilles dans une plante placée cependant dans les conditions ordinaires de la vie végétale, exposée à l'air libre et à l'influence de la lumière. Tantôt la chlorose est partielle, c'est-à-dire qu'elle affecte spécialement telle ou telle partie de la plante, une branche, une feuille, une portion de la feuille; tantôt elle est générale, et toute la plante languit. C'est seulement, en effet, sous l'influence des parties vertes, que s'opère la décompositon de l'acide carbonique de l'air, et par suite la fixation du carbone. Il y a déjà longtemps que mon père a attaqué directement cette maladie par les composés ferrugineux solubles, sulfate, chlorure, pyrolignite de fer, qu'il a proposé le fer comme spécifique de la chlorose. Dans ses premières expériences, il faisait absorber les sels de fer solubles par les racines, et les plantes chlorosées, languissantes, se ranimaient bientôt, verdissaient, émettaient de jeunes pousses colorées, donnaient des fleurs plus belles, présentaient bientôt une végétation vigoureuse. Par la suite de ses expériences, mon père fut amené pas à pas à établir que l'action des sels de fer était spéciale et indépendante du sol. Il appliqua la dissolution saline sur le limbe même de la feuille. Son action fut locale, c'est-à-dire que le point seul de ce limbe en contact avec la dissolution, reverdit avec plus ou moins d'intensité. On peut donc à volonté faire reverdir une ou plusieurs, ou toutes les feuilles chlorosées d'un végétal ou même la moitié, le tiers d'une feuille. On peut tracer sur des feuilles chlorosées des signes, des dessins, des lettres, des mots mêmes lisibles qui ressortent en beau vert sur le fond jaunâtre du limbe. Avec un pinceau imbibé d'une dissolution de sulfate ou de chlorure de fer, mon père a écrit *fer* sur une feuille pâle, comme autrefois Franklin écrivit sur une prairie : « Cela a été plâtré. » Singulière analogie établie entre les deux règnes, que cette identité de l'action du fer dans la chlorose animale et dans la chlorose végétale!.

La question que nous nous sommes proposé de résoudre est celle-ci : Que se passe-t-il dans cette partie mouillée du limbe qui reverdit seule au contact d'une dissolution ferrugineuse ? Que se passe-t-il dans les cent cellules, dans la cellule unique soumise à cette influence revivifiante ? Pour le savoir, j'ai appliqué à quelques plantes chlorosées le procédé si simple indiqué par mon père.

J'ai mouillé une seule fois, avec un pinceau imbibé d'une dissolution de sulfate de fer, la moitié d'une feuille jaune de *Digitalis micrantha*. Au bout de trois jours toute la partie du limbe, située à droite de la nervure médiane, et qui avait été mouillée, avait déjà sensiblement reverdi, l'autre moitié étant demeurée jaune (pl. 10, fig. 8). Je soumis alors à l'observation microscopique le tissu vert et le tissu jaune. Les cellules du tissu jaune contenaient pour la plupart une sorte de gelée granuleuse jaunâtre s'étendant sur la paroi des cellules (pl. 10, fig. 1), ou bien un nuage de petites ponctuations à peine colorées enveloppant le nucléus (pl. 10, fig. 2). Quelques cellules présentaient çà et là quelques grains pâles à peine ébauchés, et se détachant d'une masse gélatineuse ponctuée (pl. 10, fig. 3). Les cellules du tissu reverdi contenaient des grains de chlorophylle nombreux, d'un vert très gai et à divers états de développement. Les uns étaient d'apparence polyédrique, plats, comme si la gelée verte s'était segmentée sur les parois des cellules (pl. 10, fig. 15). Ces segments atteignaient parfois 0,80 en longueur et 0,50 en largeur. Les autres plus avancés dans leur développement étaient à peu près sphériques, et contenaient des granulations qu'on retrouvait libres sur les parois de la cellule entremêlés aux grains de chlorophylle. Le diamètre de ces grains variait de 0,50 à 0,64.

Tandis que la partie étiolée de la feuille du *Gratiola officinalis* présentait, comme dans le *Digitalis micrantha*, des nuages granuleux et vaguement teintés autour du nucléus dans certaines cellules, et dans d'autres des grains de chlorophylle à peine indiqués comme forme et comme couleur, on voyait dans la partie de la feuille, reverdie sous l'influence des sels de fer, des cellules contenant des segments polyédriques verts, dont le diamètre pouvait atteindre 1 centième de millimètre ; d'autres cellules étaient pleines

de grains sphériques d'un vert très gai, dont le diamètre maximum était de 0,64.

J'appliquai une seule fois une dissolution d'eau ferrée sur les folioles du côté droit d'une feuille chlorosée de glycine de la Chine. Soixante-douze heures après, les folioles mouillées avaient pris une légère teinte verte. Voici ce qui s'était passé : tandis que les folioles non traitées présentaient des cellules, dans lesquelles une sorte de gelée jaune s'épanchait à peine du nucléus sur les parois de la cellule (pl. 10, fig. 4 et 5), dans les feuilles reverdies, au contraire, le nucléus était entouré comme d'un corselet d'une gelée granuleuse d'un vert très intense ; ou bien cette gelée s'étendait tout le long des parois de la cellule, en dessinant sur leur surface des aréoles plus ou moins régulières (pl. 10, fig. 6 *a*, *b*).

J'ai mouillé de même une certaine partie d'une feuille jaune d'Iris. Au bout de quelques jours, des tigrures vertes apparaissaient dans la partie traitée. Les taches vertes étaient constituées par un tissu contenant des grains de chlorophylle nombreux et très colorés. Les cellules appartenant au reste du tissu chlorosé étaient remplies de fines granulations jaunâtres.

Dans un *Petunia*, les cellules de la partie chlorosée de la feuille renfermaient des granulations formant comme un nuage autour du nucléus (pl. 10, fig. 17), une gelée incolore tapissant les parois ou des grains à peine ébauchés incolores. On voyait dans la partie reverdie certaines cellules pleines d'une matière verte, amorphe, granuleuse (pl. 10, fig. 16) ; d'autres où le nucléus était entouré de segments polyédriques verts (pl. 6, fig. 12) ; d'autres enfin où les grains étaient à peu près sphériques, et contenaient des noyaux bien limités (pl. 10, fig. 18).

Des feuilles chlorosées de *Poirier*, de *Chêne*, de *Smilax* (pl. 10, fig. 14 et 10), d'*Hortensia* (fig. 13 et 11), soumises au même traitement, m'ont présenté des résultats semblables en tout point.

De l'observation des faits étudiés dans ce dernier chapitre, nous tirons les conclusions suivantes :

1° La chlorose est caractérisée par un arrêt de développement qui s'oppose à l'évolution parfaite des grains de chlorophylle;

2° Les sels de fer agissent sur la chlorose végétale, en rendant à la chlorophylle, arrêtée dans son développement, la faculté de continuer son évolution.

Ils raniment la vie interrompue de la cellule, et démontrent son individualité et son indépendance; car si l'on pouvait mouiller une seule cellule d'un tissu chlorosé, cette cellule en reverdissant accomplirait seule les fonctions physiologiques dont dépend la vie de la plante.

Le développement de la chlorophylle dans les cellules adultes, chlorosées, qui se raniment sous l'influence des sels de fer, m'a permis de constater que le revêtement granuleux vert des parois des cellules se segmente en fragments polyédriques, ou se mamelonne immédiatement en grains, comme on a pu le voir dans mes dessins.

Je sais que tous les auteurs considèrent ces segments polyédriques comme des grains primitivement globuleux, qui ont pris cette forme régulière sous l'effet d'une pression réciproque. Je ne nie pas que ce phénomène ne puisse se présenter, mais ici tout me semble indiquer que ces grains polyédriques résultent de la segmentation de la couche verte. D'abord ces segments ne se touchent pas dans beaucoup de cas; ce n'est donc point en se pressant l'un contre l'autre qu'ils ont pris cette forme polyédrique. Il est vrai que M. Hugo Mohl a imaginé que les grains polyédriques qui ne se touchent pas sont enveloppés dans une couche mucilagineuse qu'*on ne peut toujours reconnaître au microscope*, et à l'intermédiaire de laquelle est due cette pression. Mais je ne pense pas que cette explication, fût-elle démontrée, puisse s'appliquer au cas qui nous occupe; la forme souvent sinueuse des bords des grains, leur position asymétrique, leur grand diamètre, leur aplatissement, leur écartement, tout me porte à les considérer comme des segments de la couche verte granuleuse primitive : c'est le premier pas de la chlorophylle à l'état informe vers l'état parfait globulaire.

Cette dernière observation complète la série des faits qui m'on conduit à comprendre, comme on va le voir, le mode de développement de la chlorophylle, C'est donc ici que je devais placer

les propositions suivantes qui résument ce mode de développement :

I.

Une gelée verte émanée du nucléus s'étend sur les parois des cellules (parenchyme et cellules sous-épidermiques jeunes des feuilles de Vanille ; parenchyme dans les feuilles de la Pomme de terre, de l'*Hortensia*, de la Fève, du *Magnolia*, de la Glycine, etc., etc.).

II.

Cette gelée est souvent précédée d'un réseau muqueux, siége de courants entraînant de petits globules verts (*Sempervivum*, Lis, etc.).

III.

La gelée peut ne s'écarter que peu du nucléus, ou ne pas s'en écarter du tout (*Aucuba Japonica*).

IV.

La gelée verte se divise en fragments polyédriques plus ou moins considérables, ou s'isole en petites masses sphériques.

V.

La formation des grains peut résulter du développement de gros noyaux d'amidon qui s'enveloppent dans la gelée verte et s'isolent peu à peu (*Aucuba Japonica*).

VI.

En général, les noyaux amylacés qu'on trouve dans les grains de chlorophylle sont postérieurs à la transformation de la gelée en grains (Pomme de terre, *Hortensia*, *Magnolia*).

VII.

Soit que la segmentation se soit opérée d'abord autour du nucléus, dans le cas où la gelée verte recouvre toutes les parois de la cellule, soit que la gelée verte ne s'étant pas écartée de cet organe, la segmentation n'ait pu se faire qu'autour de lui, on voit le

nucléus très fréquemment entouré de grains de chlorophylle dans le parenchyme des jeunes feuilles, dans les cellules sous-épidermiques des feuilles adultes.

A côté de ce mode général de développement que nous venons de décrire, nous avons cependant vu des grains se former d'une autre façon, mais exceptionnellement. Nous voulons parler des sphérules dérivant du nucléus, et s'accroissant, soit à sa surface, soit à peu de distance de lui dans les cellules sous-épidermiques de la feuille de Vanille adulte, dans les couches vertes du tubercule de la Pomme de terre, dans les cellules voisines des vaisseaux du Lis. Nous voulons parler aussi des sphères, bâtonnets, corps fusiformes, et autres formations incolores émanées directement du nucléus, se développant à sa surface ou autour de lui, se revêtant peu à peu de matière verte, comme on le voit dans les bulbes des *Phajus* et des *Acanthophippium*.

Quant à la structure des grains de chlorophylle, nous croyons que, dans l'immense majorité des cas, ce sont des globules solides albumino-graisseux, résultant de la transformation de la chlorophylle amorphe primitive; tandis que, dans les *Phajus* et les *Acanthophippium*, nous serions porté à croire que ce sont de simples vésicules ayant la même composition chimique.

Avant de terminer ce sujet, je dirai quelques mots des grains de chlorophylle singuliers que m'a présentés le *Colocasia odora*. Dans le tissu lacuneux des pétioles de ses admirables feuilles, on rencontre des grains contenant des granules assez volumineux, tantôt mobiles, tantôt immobiles : dans le premier cas, ces petits granules, qui sont blanchâtres, exécutent des mouvements d'oscillation et de trépidation très vifs, mais ne sortent jamais du cercle limité par la surface du grain. Si on traite par la potasse caustique, les granules s'arrêtent et le grain tout entier subit un brusque mouvement de recul. Au bout d'une ou deux secondes de repos, un ébranlement général se produit, le grain se crève et laisse échapper un jet rapide de granules qui se mettent à tourbillonner autour du grain pendant un temps très considérable. On croit assister à la rupture d'un grain de pollen sous l'influence de l'eau.

CHAPITRE III.

DE L'ÉTIOLEMENT.

Nous appellerons *étiolement* l'état produit dans une plante normale, qu'on soumet pendant un temps plus ou moins long à une respiration nocturne constante. On sait qu'un végétal, privé de l'influence de la lumière, prend une coloration plus ou moins pâle et un rapide accroissement. M. Boussingault a remarqué depuis longtemps que la constitution chimique des tissus dans les plantes soumises à l'obscurité est très altérée, et que la plante, tout en se développant en volume, perd en poids une grande partie de ses éléments essentiels. Voyons si, dans ce qui touche à la chlorophylle, l'examen microscopique des modifications qu'elle peut subir sous l'influence de l'obscurité pourra rendre compte des faits observés par M. Boussingault.

Si on place un pied de *Sempervivum tectorum* dans l'obscurité, en recouvrant sa rosette de feuilles d'un vase à parois opaques, les feuilles commencent, au bout d'un temps plus ou moins long, à pâlir par la base, de sorte que, à un moment donné, la couleur verte s'atténue insensiblement de la pointe de la feuille où elle est encore très intense, à la base de cette même feuille où elle est complétement nulle.

J'ai examiné des coupes faites à diverses hauteurs sur cette feuille, m'attachant à la constitution du grain de chlorophylle, et mesurant le diamètre de ceux dont l'examen m'avait été le plus facile.

Une coupe faite dans la partie très verte de la pointe de la feuille présente des grains ovoïdes contenant de sept à dix ponctuations, et dont le grand axe est de 0,66 environ (voyez pl. 9, fig. 13, *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, successivement; *f* et *g* sont deux grains normaux).

Un peu plus bas, là où la teinte verte est encore assez intense, le grand axe des grains ovoïdes est de 0,55 environ.

Si on atteint la partie de la feuille où le vert semble un peu jaunâtre, le grand axe des grains ovoïdes est de 0,50 ; le nombre des ponctuations est de quatre à cinq. De plus, j'ai remarqué souvent

que ces grains étaient doués d'un mouvement lent sur les parois de la cellule, et comme charriés par un courant qu'il ne m'a pas été possible de distinguer nettement.

Une coupe faite dans cette région moyenne qui n'est plus verte, mais n'est pas encore tout à fait blanche, présente des grains ovoïdes dont le grand axe mesure de 0,40 à 0,33, et qui renferment de deux à trois ponctuations. On voit en même temps apparaître sur les parois des cellules de très fines granulations vertes.

Enfin, dans la partie inférieure et complétement blanche de la feuille, les parois des cellules sont, en général, tapissées de ces fines granulations dont nous venons de parler, qui sont mobiles et comme entraînées par des courants. On remarque parmi elles des granules d'un volume relativement un peu plus considérable, et qui sont peut-être tout ce qui reste de ces grains de chlorophylle de la feuille adulte d'un si beau vert et d'un volume si considérable (voy. pl. 7, fig. 1). Dans certaines cellules, on trouve parfois un nucléus très developpé vers lequel convergent des colonnes de grains de chlorophylle, munis de deux ponctuations situées aux extrémités du grand axe comme deux pôles, et dont ce grand axe mesure de 0,20 à 0,25 (pl. 7, fig. 2). C'est peut-être une nouvelle génération de grains de chlorophylle qui viennent remplacer ceux que nous venons de voir se détruire insensiblement, mais que l'absence de lumière va arrêter dans leur développement.

De l'examen de ces faits, nous voyons, en résumé, que, dans une feuille de *Sempervivum* qui s'étiole, le diamètre des grains de chlorophylle diminue comme les nombres 6, 5, 4, 3 et probablement 2; que le nombre des granulations contenues dans chaque grain diminue aussi, mais dans une proportion plus considérable, bien que parallèle. Remarquons en outre que l'accroissement des grains de chlorophylle dans les feuilles en voie de développement se fait suivant la série ascendante de ces mêmes nombres, le nombre des granulations augmentant de la même manière qu'il diminue dans l'étiolement. Ce sont deux phénomènes précisément inverses que l'accroissement de la chlorophylle dans l'état normal

de la plante, et sa destruction dans l'état d'étiolement de cette même plante.

Les diverses modifications de la chlorophylle dans le *Sempervivum* en voie d'étiolement, viennent d'être étudiées avec soin et comme pas à pas. Nous serons moins explicites dans l'examen des plantes étiolées dont il nous reste à parler. Un *Sempervivum Haworthii*, un *Sedum dendroïdeum*, un *Aloe obliqua* furent placés à l'état normal sous un grand pot à fleurs vide et renversé, et maintenus à la tiède chaleur de la serre des plantes grasses au Muséum.

Les grains de chlorophylle, pris dans la feuille adulte et normale du *Sempervivum Haworthii*, sont elliptiques ou sphériques. Le grand axe des grains elliptiques peut atteindre une longueur de 1 centième de millimètre, et le diamètre des grains sphériques 0,64. Ils renferment deux, trois, cinq noyaux, dont le diamètre est d'environ 0,32, et qui bleuissent sous l'influence successive de l'éther à froid et de l'eau iodée (pl. 9, fig. 5, *a*, *b*, *c*).

Je laissai la plante soumise à l'expérience quinze ou vingt jours dans l'obscurité, puis j'examinai des feuilles qui avaient conservé une certaine coloration verte. Le diamètre des plus gros grains ne semblait pas dépasser 0,50 : ils étaient finement ponctués, et déjà l'amidon ne s'y pouvait plus reconnaître (pl. 9, fig. 6). J'en dessinai d'autres qui ne mesuraient plus que 0,45, 0,32 et enfin 0,25 (pl. 9, fig. 7, *a*, *b*, *c*, *d*, *e*). Le nombre des grains diminuait dans les cellules avec le diamètre de ces grains. Quelque temps après, j'examinai une feuille complétement jaune. Certaines cellules ne contenaient plus que trois à cinq petits grains verts d'un diamètre égal à 0,16, et entremêlés de fines ponctuations; dans d'autres cellules on ne trouvait plus que deux à trois grains, dont la coloration avait passé du vert au jaune; enfin, dans un grand nombre de cellules, on ne trouvait plus que des amas de granulations quelquefois tachées de jaune, le plus souvent incolores, et qui étaient, sans doute, les dernières traces des grains de chlorophylle. Ces petits granules m'ont semblé de nature albuminoïde, et résultent, sans doute, de la dissolution de la masse plastique du grain. En outre, de fines ponctuations tapissaient les parois des cellules (pl. 7, fig. 11).

Les grains de chlorophylle, pris dans la feuille adulte du *Sedum dendroïdeum* à l'état normal, sont à peu près sphériques ou oblongs. Ceux-ci peuvent atteindre 1 centième de millimètre en longueur, et les premiers 0,64 en diamètre. Ils renferment de volumineux noyaux amylacés, dont le nombre varie de un à quatre (pl. 9, fig. 8, *a*, *b*). Si on observe des feuilles étiolées, on remarque que la décoloration commence par le sommet, qui peut être jaunâtre ou blanc, tandis que la base est encore verte. Dans le *Sempervivum tectorum*, la décoloration avait commencé par la base. Si donc on observe la dégénérescence de la matière verte en s'élevant de la base au sommet, on voit le diamètre des grains aller en décroissant, en même temps que l'amidon disparaît (pl. 9, fig. 8, *c*).

L'*Aloe obliqua* demeura plus de deux mois dans l'obscurité. Quand je découvris la plante pour l'examiner, la longueur et la pâleur de certaines feuilles la rendaient méconnaissable. Quatre feuilles de la base étaient complétement vides et desséchées. La feuille 5 était encore vivante, mais d'un vert lavé de brun, et présentait déjà des indices d'une profonde altération. La feuille 6 était vigoureuse, charnue, d'un beau vert dans sa moitié supérieure, et blanche dans sa moitié inférieure. La partie verte qui existait, sans aucun doute, avant que la plante ne fût soumise à l'obscurité, avait été soulevée par l'accroissement de la base de la feuille. La feuille 7 était excessivement longue, colorée à sa pointe, et blanche dans la plus grande partie de sa longueur. Cette feuille, sauf la pointe verte, était, sans doute, renfermée dans le bourgeon. La feuille 8, étroite, très longue, presque complétement blanche, devait être entièrement recouverte par les feuilles plus extérieures. J'examinai attentivement la feuille 6 à cause de son bon état de conservation, et je lui comparai une feuille normale du même âge. J'ai fait des coupes à peu de distance du sommet dans les deux feuilles; tandis que dans la feuille normale les cellules, placées à la partie moyenne du parenchyme vert, contenaient des grains presentant trois, quatre, cinq noyaux cunéiformes amylacés, les grains situés dans les cellules semblablement placées de la feuille étiolée étaient peu modifiés, quant à leur diamètre et à leur couleur, mais finement ponc-

tués. Ces ponctuations devenaient presque noires dans la masse rouge du grain, quand on traitait celui-ci par le chloro-iodure de zinc. Seraient-elles donc les derniers vestiges des gros noyaux amylacés que contenaient ces grains à l'état normal ?

La feuille 7 présentait, comme nous l'avons dit, une pointe assez verte, et dont la teinte allait en s'éteignant insensiblement de haut en bas. Dans la partie très verte on trouvait des grains qui avaient encore 0,55 de longueur, d'une couleur verte très vive et finement ponctués. Là où la teinte commençait à s'affaiblir, les grains contenant un petit nombre de ponctuations, mais encore verts, n'avaient plus que 0,32 en diamètre. Ces ponctuations deviennent très foncées sous l'action du chloro-iodure de zinc. Dans la partie presque incolore de cette même feuille, on trouvait des grains formés d'une petite sphère d'un vert pâle ou incolore, et contenant deux à trois noyaux très petits, amylacés, ou enfin un seul de ces noyaux. Les grains qui présentaient ces modifications successives dans la feuille 7 étaient presque toujours rangés sur un ou plusieurs rangs autour du nucléus. Les grains observés dans cette partie de la feuille où la teinte verte va en s'affaiblissant doivent, il me semble, être considérés comme de jeunes grains arrêtés dans leur développement, et non comme des grains d'abord adultes, puis successivement détruits. En effet, s'il est vrai que les grains naissants ressemblent, dans le *Sempervivum*, par exemple, aux grains mourants, nous avons vu, d'autre part, que ce n'était pas ainsi que les grains adultes se détruisaient dans la feuille 6, où ils diminuent très peu en volume et en couleur. La pointe de la feuille 8 était d'un vert jaunâtre pâle. On y voyait des cellules présentant des nucléus bordés d'une frange mince et verte, tantôt nuageuse, tantôt visiblement formée de très petits globules verts. L'examen de la feuille 5 et de la feuille 6 me fait croire que dans cette plante le phénomène d'étiolement n'est pas complet. En effet, les parties anciennement formées ne blanchissent pas, et les tissus semblent s'altérer et se détruire avant que les grains de chlorophylle aient subi toutes les modifications que nous avons indiquées dans les exemples précédents.

J'ai eu l'occasion de constater les résultats produits par l'étiole-

ment sur une Érythrine et un *Oxalis* développés dans les caves des serres du Muséum. Les tiges de l'Érythrine avaient atteint plus d'un mètre de longueur, et, jaunâtres ou incolores, portaient des folioles violacées d'un centimètre de longueur. Les parois des longues cellules sous-épidermiques de ces folioles étaient tapissées d'une gelée granuleuse jaunâtre (pl. 5, fig. 8). Certaines cellules du parenchyme contenaient un liquide violacé. Dans le parenchyme cortical de la tige (pl. 8, fig. 10), un grand nombre de cellules, complétement dépourvues de toute matière solide, ne semblaient contenir qu'un liquide très aqueux; dans d'autres cellules, on voyait autour du nucléus des amas de petites granulations incolores. Le parenchyme cortical de la tige et le tissu des feuilles d'une Érythrine, à peu près de même âge et à l'éta normal, présentaient, au contraire, des grains de chlorophylle bien développés. L'examen de la tige, des pétioles et des feuilles de l'*Oxalis* étiolé m'ont présenté le même phénomène. Le parenchyme cortical des axes ne présentait que de rares et de fines ponctuations incolores disséminées çà et là et une à une dans les cellules. Les folioles des feuilles, dont la longueur était de 6 millimètres et la couleur jaune, présentaient dans toutes leurs cellules un nucléus d'un aspect huileux, d'où s'épanchait une gelée jaune lisse qui s'étendait le long des parois de la cellule. Des grains de chlorophylle bien développés existent dans les mêmes parties de la plante normale et de même âge. Dans les feuilles de l'Érythrine et de l'*Oxalis*, l'étiolement a produit, comme on vient de le voir, un arrêt de développement, et non une destruction de la matière verte. L'arrêt de développement a porté sur la forme de la chlorophylle et sur sa couleur.

J'ai fait germer une graine de Haricot dans l'obscurité. Quelques jours après l'avoir semée, j'examinai l'une des feuilles de la première paire située au-dessus des cotylédons : elle était d'un jaune pâle. Les cellules longues, situées sous l'épiderme supérieur, contenaient une gelée granuleuse jaune interceptant sur les parois de la cellule des espaces circulaires ou irréguliers incolores. Sur un pied de Haricot germé à l'air libre, j'examinai ces mêmes cellules longitudinales dans une feuille de même situation, mais peut-être

un peu moins développée. Ces cellules étaient plus volumineuses, et contenaient une matière granuleuse d'un vert très vif dessinant de même un réseau sur les parois de la cellule. Une feuille de ce même pied un peu plus développée présentait dans ces mêmes cellules des grains de chlorophylle d'un vert vif, et contenant de nombreux granules amylacés. On voit donc que dans cette plante qui a germé dans l'obscurité, qui n'a jamais pratiqué que la respiration nocturne, l'arrêt de développement a porté, comme dans le cas précédent, sur la coloration de la chlorophylle informe, et a retardé la transformation de cette chlorophylle informe en chlorophylle globulaire.

Une jeune foliole étiolée de *Vicia Faba* présentait dans ses cellules un réseau d'une gelée jaune légèrement granuleuse. J'ai exposé la plante à la lumière. Au bout de seize heures de cette exposition la gelée jaune avait pris une teinte verte très intense, et dans certaines cellules semblait plus granuleuse.

En résumé, si nous laissons de côté notre observation sur l'*Aloe obliqua*, nous dirons que l'étiolement produit un arrêt de développement de la chlorophylle dans les organes en voie de développement, et une destruction de cette chlorophylle dans les organes bien développés. L'arrêt de développement porte à la fois sur la manière d'être et sur la couleur de la masse plastique qui doit constituer le grain. La destruction porte sur la masse albuminoïde du grain qui diminue insensiblement en diamètre à mesure que la feuille blanchit, sur l'amidon qu'il peut contenir, enfin sur la matière colorante proprement dite.

EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE 5.

Fig. 1, 2, 3. Cellules appartenant à de jeunes feuilles de *Sempervivum tectorum*. Dans la figure 1 on voit un nucléus volumineux, d'où partent des courants muqueux et granuleux. A la surface de ce nucléus s'accumulent de petites gouttelettes vertes, résultant de la confluence de fines granulations vertes apportées par les courants. Dans la figure 2, on voit les nucléus recouverts d'une gelée verte granuleuse. Dans la figure 3, le nucléus est entouré et même partiellement recouvert de jeunes grains de chlorophylle.

Fig. 4. *b*, *c*, *d*, grains de chlorophylle pris dans le bulbe vert du *Phajus gran-*

difformes, et observés directement sans l'intermédiaire de l'eau; *v*, *v*, grains de chlorophylle pris dans la partie très colorée du bulbe d'un *Acanthophippium*.

Fig. 5. Portion d'une cellule appartenant à une feuille de *Sempervivum tectorum*, d'abord complétement étiolée, puis commençant à reverdir sous l'influence de la lumière. Le nucléus est enveloppé et partiellement recouvert d'une matière muqueuse granuleuse, laquelle est enduite çà et là de matière verte, et présente quelques jeunes grains de chlorophylle.

Fig. 6. Cellules d'une jeune feuille de *Vanilla planifolia*, avec leurs nucléus recouverts de matière verte granuleuse.

Fig. 7. Portion d'une cellule appartenant au bulbe vert d'un *Phajus*. Des corpuscules de chlorophylle adhèrent par une de leurs extrémités ou par leur partie moyenne à la surface du nucléus.

Fig. 8. Cellules sous-épidermiques des folioles d'une Érythrine étiolée. Leurs parois sont tapissées d'une gelée granuleuse jaunâtre.

Fig. 9. Cellules prises dans le tissu des écailles protectrices d'un jeune bourgeon de *Syringa vulgaris*. On voit la gelée verte formant comme une auréole autour du nucléus.

Fig. 10. Portion d'une cellule sous-épidermique prise dans la partie peu colorée du bulbe d'un *Acanthophippium*. Des corps allongés, légèrement teintés de vert, finement granuleux, sont disposés autour du nucléus.

Fig. 11. Cellules prises dans le tissu des écailles protectrices de jeunes bourgeons de *Ribes*. Les nucléus sont recouverts ou entourés de gelée verte, et souvent de grains nouvellement formés.

Fig. 12. Un nucléus observé dans les cellules d'une jeune tige de *Solanum tuberosum*. Il est recouvert à la fois de gelée verte, de petits corpuscules d'amidon, et de grains de chlorophylle contenant des noyaux amylacés.

Fig. 13 et 14. Cellules appartenant au premier rang des cellules sous-épidermiques d'une jeune famille de *Vanilla planifolia*.

Fig. 15. Cellule prise au troisième rang des cellules sous-épidermiques d'une très jeune feuille de *Vanilla planifolia*. Les bords du nucléus laissent échapper une sorte de gelée qui s'enduit partiellement d'un revêtement vert intense.

PLANCHE 6.

Fig. 1, 2, 3, 4. *Lilium album*.

Fig. 1. Cellule parenchymateuse d'une jeune feuille d'un vert jaunâtre. Ses parois sont parcourues par un réseau de courants émanés du nucléus qui charrient de très petites granulations ou gouttelettes vertes.

Fig. 2. Une cellule parenchymateuse d'une jeune feuille d'un vert un peu plus intense. Les bords de la section transversale de la cellule sont limités par une zone uniforme verte.

Fig. 3. Cellule prise dans une coupe parallèle à la surface de la même feuille. Elle est remplie d'une matière granuleuse verte.

Fig. 4. Cellule appartenant à une feuille bien verte. Des grains hémisphériques sont appliqués par la partie plane de leur surface sur les bords de la section transversale de la cellule.

Fig. 5, 6, 7, 8. *Aucuba Japonica.*

Fig. 5. Cellules appartenant au tissu d'une jeune feuille : *a*, le nucléus est entièrement couvert de gelée verte; *b*, cette gelée verte s'épanche sur les parois de la cellule.

Fig. 6 et 7. Cellules parenchymateuses d'une feuille un peu plus développée ; la gelée verte se mamelonne sur le nucléus.

Fig. 8. Les mamelons, formés par des noyaux d'amidon enveloppés de gelée verte, s'isolent peu à peu.

Fig. 9. Portion d'une cellule voisine des vaisseaux dans une feuille verte de *Lilium album*. Le nucléus est couvert ou entouré de petites sphères incolores contenant 1, 2, 3 granules verts amylacés.

Fig. 10, 11, 12, 13, 15, 17, 18. *Solanum tuberosum.*

Fig. 10. Cellule appartenant au tissu d'une jeune feuille. On voit le nucléus entouré d'un cercle de fines granulations vaguement colorées en vert.

Fig. 11. Cellule d'une feuille un peu plus avancée dans son développement entièrement remplie d'une matière granuleuse très verte.

Fig. 12. Jeune cellule présentant un réseau granuleux vert.

Fig. 13. Portion d'une des cellules sous-épidermiques d'une feuille beaucoup plus développée. La paroi est tapissée de grains de chlorophylle aplatis, isolés, polyédriques et vaguement ponctués.

Fig. 15. Un nucléus appartenant à une cellule de la tige. Il est entouré et recouvert de sphères, dont les unes sont incolores, et les autres partiellement ou entièrement enduites de matière verte granuleuse.

Fig. 17. Sphères partiellement colorées observées dans les cellules sous-jacentes à la couche subéreuse dans les tubercules de Pomme de terre qui ont verdi sous l'influence de la lumière.

Fig. 18. Grains de chlorophylle appartenant aux cellules d'une feuille adulte.

Fig. 14. Une cellule sous-épidermique du bulbe vert du *Phajus Wallichii*. Des sphères partiellement enduites de matière verte entourent le nucléus.

Fig. 16. Cellule parenchymateuse d'une jeune feuille de *Magnolia grandiflora*. La gelée verte s'éloigne du nucléus en deux prolongements qui vont s'appuyer sur les parois de la cellule.

PLANCHE 7.

Fig. 1 et 2. Cellules prises dans la partie complétement blanche d'une feuille de *Sempervivum tectorum* étiolée dans l'obscurité.

Fig. 3 et 4. Nucléus pris dans les cellules sous-épidermiques d'une feuille adulte de *Vanilla planifolia*. De petites sphères, d'apparence incolore et à noyau vert, font corps avec la substance même du nucléus ou en sont déjà dégagées.

Fig. 5. Cellule parenchymateuse de l'écaille protectrice d'un jeune bourgeon de Tilleul. La matière verte se développe autour du nucléus.

Fig. 6. Cellule parenchymateuse d'une feuille adulte d'*Aloe*, pour montrer les rapports des grains de chlorophylle avec le nucléus.

Fig. 7. Cellules parenchymateuses de l'écaille protectrice d'un jeune bourgeon de Marronnier d'Inde : on voit une gelée verte (*a*) ou des grains de chlorophylle (*b*) enveloppant le nucléus.

Fig. 8. Cellule appartenant au tissu d'une feuille adulte étiolée de *Sempervivum tectorum*.

Fig. 9. Portion d'une cellule prise dans une feuille adulte de *Sempervivum tectorum*, d'abord étiolée, puis reverdie sous l'influence de la lumière. On voit des grains de chlorophylle nouvellement formés entourant pour la plupart le nucléus, et plongés dans une gelée granuleuse incolore dessinant un réseau sur les parois de la cellule.

Fig. 10. Cellule parenchymateuse d'une feuille de *Myriophyllum*, pour montrer la disposition des grains de chlorophylle autour du nucléus.

Fig. 11. Portion d'une cellule parenchymateuse d'une feuille de *Sempervivum Haworthii* étiolé. Elle ne renferme plus que des amas de granulations incolores.

Fig. 12. Cellules d'une jeune feuille d'*Eria velutina*, pour montrer les rapports des grains de chlorophylle avec le nucléus.

Fig. 13. Nucléus pris dans les cellules sous-épidermiques d'une feuille adulte de *Vanilla planifolia*. Des grains de chlorophylle à divers états de développement adhèrent à la surface de ce nucléus.

Fig. 14. Une cellule appartenant à une jeune feuille complétement blanche de *Lilium album*. Le nucléus remplit presque la capacité de la cellule.

PLANCHE 8.

Fig. 1, 2, 5, 6, 8. *Phajus Tankervillæ*.

Fig. 1. Cellule épidermique prise à la partie supérieure ou jeune du bulbe. On voit de vagues filets muqueux émanés du nucléus, et présentant à leur extrémité libre un petit noyau bleuâtre.

Fig. 2. Une cellule de l'épiderme prise à la même hauteur. Le nucléus présente de petits noyaux bleuâtres.

Fig. 5. Cellule prise à la partie moyenne, plus âgée, du bulbe. Les filets muqueux sont déjà mieux limités.

Fig. 6. Un nucléus entouré de nucléoles dans une partie blanche du bulbe.

Fig. 8. Des sphères incolores ont enveloppé les nucléoles.

Fig. 3. Le nucléus d'une cellule épidermique du bulbe d'un *Acanthophippium*, entouré de ses bâtonnets.

Fig. 4. Cellule épidermique du bulbe du *Phajus Wallichii*. Des bâtonnets sont

appliqués par une de leurs extrémités, ou par leur partie moyenne à la surface du nucléus.

Fig. 7. Coupe verticale d'une très jeune feuille de *Vanilla planifolia*. Chaque cellule sous-épidermique du premier et du deuxième rang contient un gros nucléus ressemblant à une goutte demi-fluide incolore ou légèrement bleuâtre.

Fig. 9. Cellules prises sous l'épiderme de la tige rampante du *Calla palustris*.

Fig. 10. Coupe faite dans le parenchyme cortical de la tige d'une Érythrine étiolée, développée dans l'obscurité. Les cellules incolores sont, ou entièrement dépourvues de matières solides, ou présentent quelques fines granulations.

Fig. 11. Cellule appartenant au tissu vert du bulbe du *Phajus Wallichii*, pour montrer les rapports des grains de chlorophylle avec le nucléus.

Fig. 12. Jeune tissu dans le pétiole des feuilles du *Eichornia speciosa*.

PLANCHE 9.

Fig. 1, 2, 3. Grains de chlorophylle pris dans les régions centrales du bulbe d'un *Acanthophippium*.

Fig. 1. On voit en *a*, *b*, *c*, *d*, *e* comment le noyau amylacé se développe et finit par faire hernie au dehors.

Fig. 2 et 3. Le grain de chlorophylle ressemble à un gland de Chêne dont la cupule serait représentée par une enveloppe albumino-graisseuse fortement granuleuse et verte, et le fruit par un volumineux noyau d'amidon.

Fig. 4. Grain de chlorophylle appartenant au tissu d'une feuille de *Begonia*.

Fig. 5. *a*, *b*, *c*, grains de chlorophylle pris dans la feuille adulte et normale du *Sempervivum Haworthii*.

Fig. 6 et 7. Grains de chlorophylle pris dans la feuille étiolée du *Sempervivum Haworthii*.

Fig. 8. *a*, *b*, grains de chlorophylle appartenant au tissu d'une feuille adulte et normale de *Sedum dendroideum; c*, grains de chlorophylle altérés par l'étiolement.

Fig. 9. Portion d'une cellule appartenant au tissu d'une feuille de *Sempervivum tectorum*, d'abord étiolée dans l'obscurité, puis reverdissant sous l'influence de la lumière. Les grains de chlorophylle se pressent autour du nucléus.

Fig. 10, 11 et 12. *Vanilla planifolia*.

Fig. 10. Une cellule prise dans les couches profondes du parenchyme d'une très jeune feuille. Des grains de chlorophylle verts sont disposés autour du nucléus, tandis que, dans les cellules sous-épidermiques, l'évolution de la matière verte est arrêtée dans son développement (voyez fig. 7, pl. 8, et fig. 15, pl. 5).

Fig. 11. Cellule parenchymateuse appartenant au tissu d'une feuille un peu plus développée que celle qui a servi à faire la figure 10.

Fig. 12. Cellule appartenant au premier rang des cellules sous-épidermiques de la feuille qui a servi à faire la figure 11. Le nucléus est entouré de grains de

Chlorophylle, dont le diamètre et le nombre sont peu considérables relativement au diamètre et au nombre de ces grains dans les cellules parenchymateuses de la même feuille.

Fig. 13. Grains de chlorophylle appartenant au tissu des feuilles de *Sempervivum tectorum*; *f* et *g* sont deux grains normaux; *a*, *b*, *c*, *d*, *e* sont des grains de chlorophylle à divers états d'altération produits par l'étiolement.

Fig. 14. On voit dans cette cellule sous-épidermique d'une feuille de *Pleurothallis* les rapports de position des grains de chlorophylle avec le nucléus.

Fig. 15. Cellule prise dans le parenchyme d'une jeune feuille verte de *Lilium album*. Les grains sont parfaitement sphériques (voyez pour le développement successif de ces grains, pl. 6, fig. 1, 2, 3, 4).

Fig. 16. Portion d'une cellule sous-épidermique d'une jeune feuille de *Solanum tuberosum*. Elle contient des grains sphériques granulés (voyez, pour le développement successif de ces grains, pl. 2, fig. 10, 11, 12, 13, 18).

Fig. 17. Cellule d'une jeune feuille d'*Aucuba Japonica*. Les grains, devenus libres, sont disposés en cercle autour du nucléus (voyez, pour le développement successif de ces grains, pl. 6, fig. 5, 6, 7, 8).

Fig. 18, 19, 20. Développement de la chlorophylle dans le parenchyme des jeunes feuilles d'*Hydrangea hortensia*.

Fig. 21, 22, 23, 24, 25. Développement successif des grains de chlorophylle dans le *Sempervivum tectorum* (voyez aussi pl. 5, fig. 1, 2, 3).

PLANCHE 10.

Fig. 1, 2, 3, 15. Cellules prises dans le parenchyme d'une feuille chlorosée de *Digitalis micrantha*.

Fig. 1. Coupe transversale d'une cellule pour montrer la gelée jaunâtre qui tapisse ses parois.

Fig. 2. Une cellule présentant un nuage de granulations à peine colorées entourant le nucléus.

Fig. 3. Une cellule présentant une masse gélatineuse ponctuée d'un vert très pâle, et l'ébauche de quelques grains.

Fig. 15. Cellule appartenant au tissu de la partie reverdie de la même feuille sous l'influence du sulfate de fer. On voit des grains polyédriques, plats, finement ponctués, résultant de la segmentation de la gelée verte dont les parois de la cellule se sont revêtues.

Fig. 4, 5, 6, 9. *Wistaria sinensis*.

Fig. 4 et 5. Cellules prises dans le tissu des folioles jaunes d'une feuille chlorosée. Une gelée jaune s'épanche à peine du nucléus sur les parois des cellules.

Fig. 6. Cellules appartenant au tissu des folioles reverdies sous l'influence des sels de fer. Le nucléus est entouré comme d'un corselet d'une gelée granu-

leuse d'un vert intense (*a*), ou bien cette gelée granuleuse s'étend tout le long des parois de la cellule en dessinant des aréoles plus ou moins régulières (*b*).

Fig. 9. Coupe transversale de la cellule (*b*) de la figure 6.

Fig. 8. Feuille de *Digitalis micrantha* mouillée sur sa moitié droite avec une dissolution de sulfate de fer. Cette partie a reverdi ; l'autre est demeurée dans son état primitif.

Fig. 10 et 14. Cellules appartenant au tissu d'une feuille chlorosée de *Smilax mauritanica*. Le reverdissement commence à s'opérer sous l'influence du fer.

Fig. 11, 13. *Hydrangea hortensia*.

Fig. 11. Cellule appartenant au tissu d'une feuille reverdie sous l'influence du fer, et présentant à la fois des grains sphériques et des segments polyédriques.

Fig. 13. Cellules prises dans le tissu d'une feuille chlorosée.

Fig. 12, 16, 17, 18. *Petunia violacea*.

Fig. 17. Cellule prise dans le tissu de la partie chlorosée d'une feuille. Un nuage de granulations incolores enveloppe le nucléus.

Fig. 16. Sous l'influence des sels de fer, on voit une cellule qui s'est remplie d'une matière granuleuse verte.

Fig. 12. L'évolution de la chlorophylle se continue. Le nucléus est entouré de segments polyédriques verts finement granuleux.

Fig. 18. Les grains de chlorophylle ont pris la forme globulaire, et contiennent des noyaux bien limités.

Vu et approuvé, le 20 octobre 1857.

Le doyen de la Faculté des sciences,
MILNE EDWARDS.

Permis d'imprimer, le 20 octobre 1857,

Le vice-recteur de l'Académie de Paris,
CAYX.

DEUXIÈME THÈSE.

PROPOSITIONS

DE ZOOLOGIE ET DE GÉOLOGIE DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

---

1. Caractères paléontologiques des terrains jurassiques.

2. Des Conifères fossiles et de leurs différences aux diverses époques géologiques.

3. Des Fluides nourriciers des animaux.

4. Comparaison des organes de la respiration chez les divers animaux vertébrés de la division des Anallantoïdiens.

5. Des modifications au système nerveux dans l'embranchement des Mollusques.

6. De la structure du Cœur chez les animaux vertébrés.

Vu et approuvé, le 20 octobre 1857,

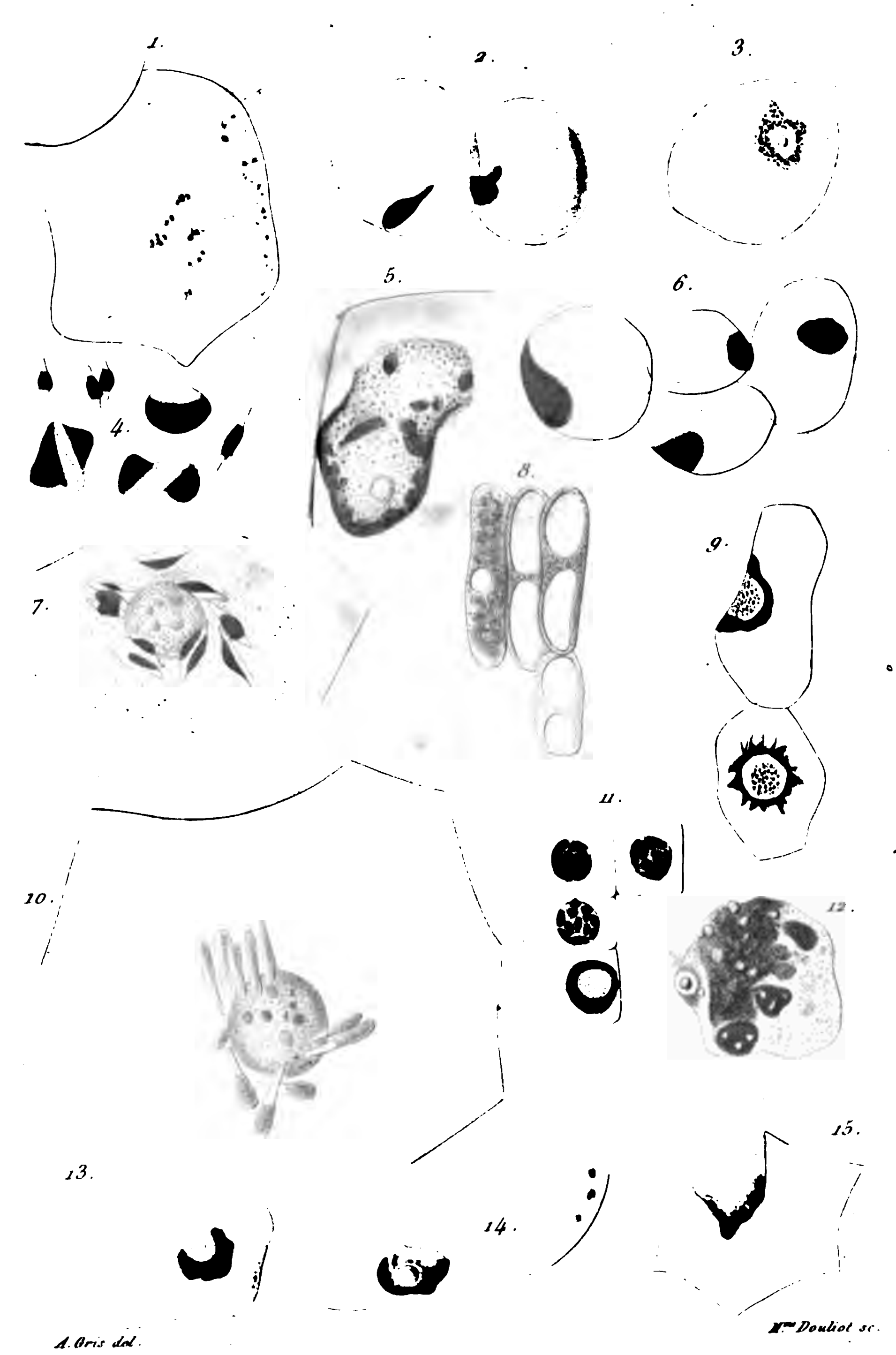
Le doyen de la Faculté des sciences,

MILNE EDWARDS.

Permis d'imprimer, le 20 octobre 1857.

Le vice-recteur de l'Académie de Paris,

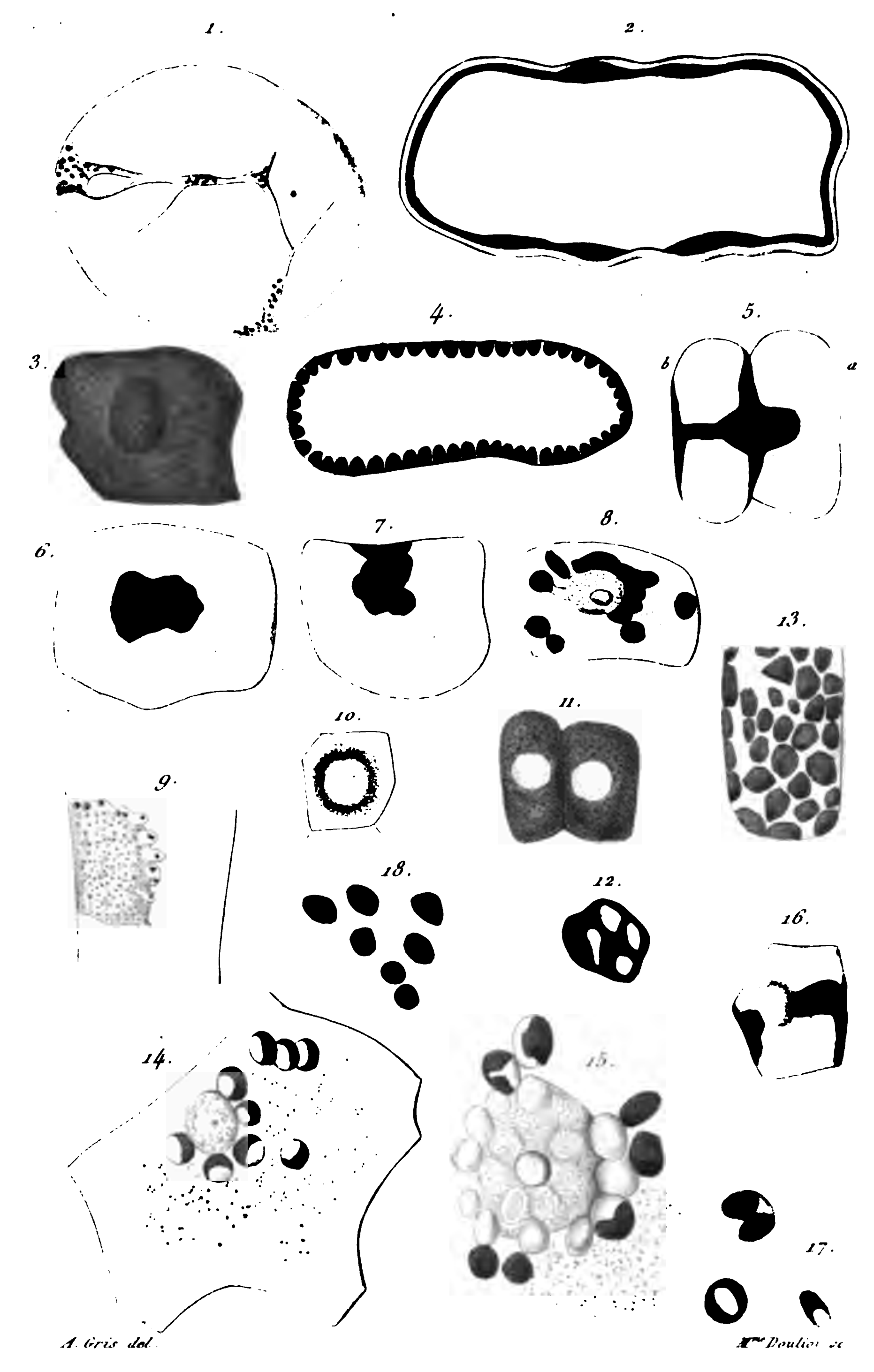
CAYX.



A. Gris del. Mme Douliot sc.

Formation de la Chlorophylle.

N Remond imp. r Vieille Estrapade. 15 Paris.



A. Gris del. Mme Doulio[illegible] sc.

Formation de la Chlorophylle.

N. Rémond imp. r. Vieille Estrapade 15 Paris.

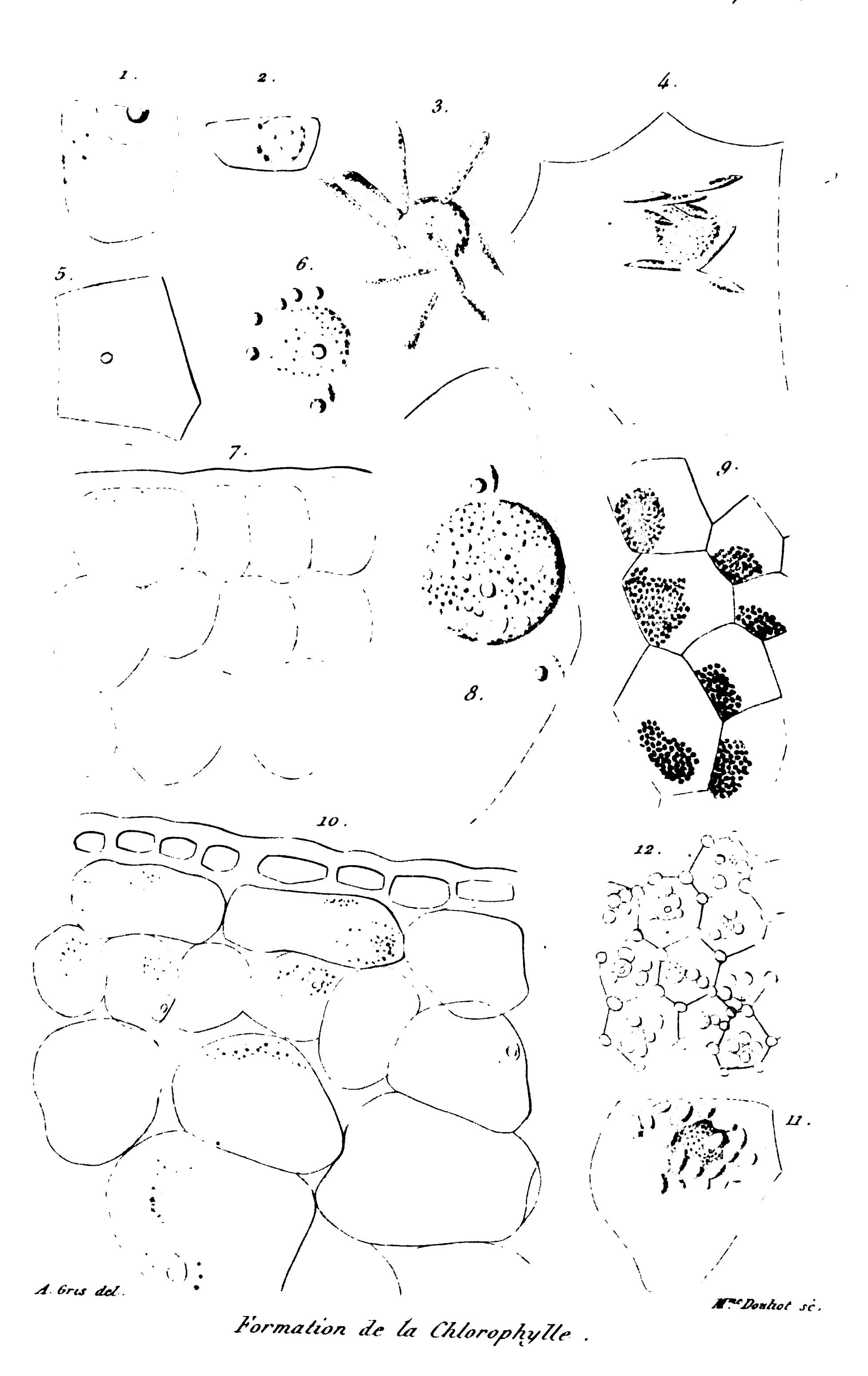


A Gris del.

Mme Douliot sc

Formation de la Chlorophylle.

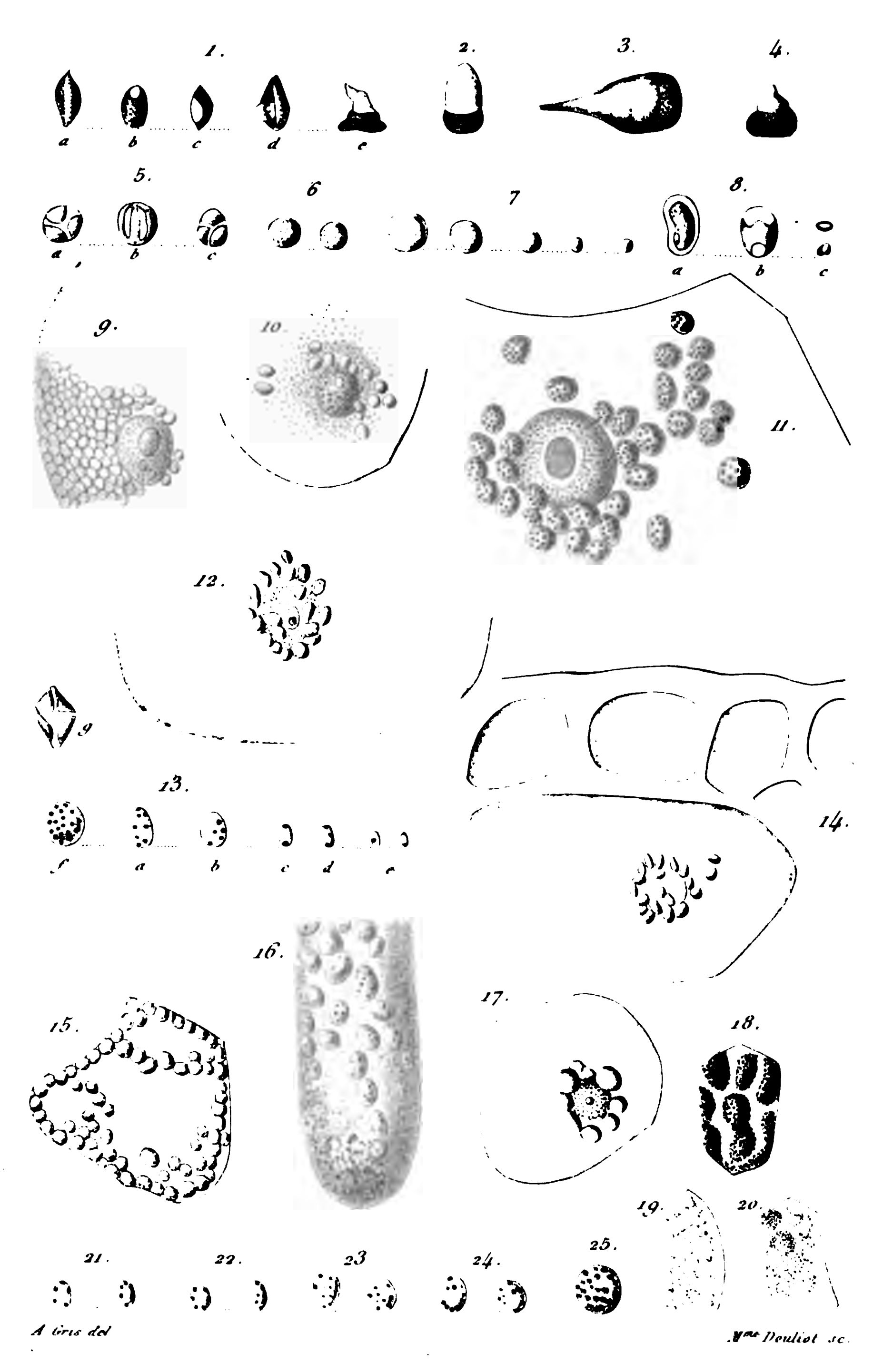
N Remond imp. r. Vieille Estrapade 15 Paris



A. Gris del. Mme Douhot sc.

Formation de la Chlorophylle.

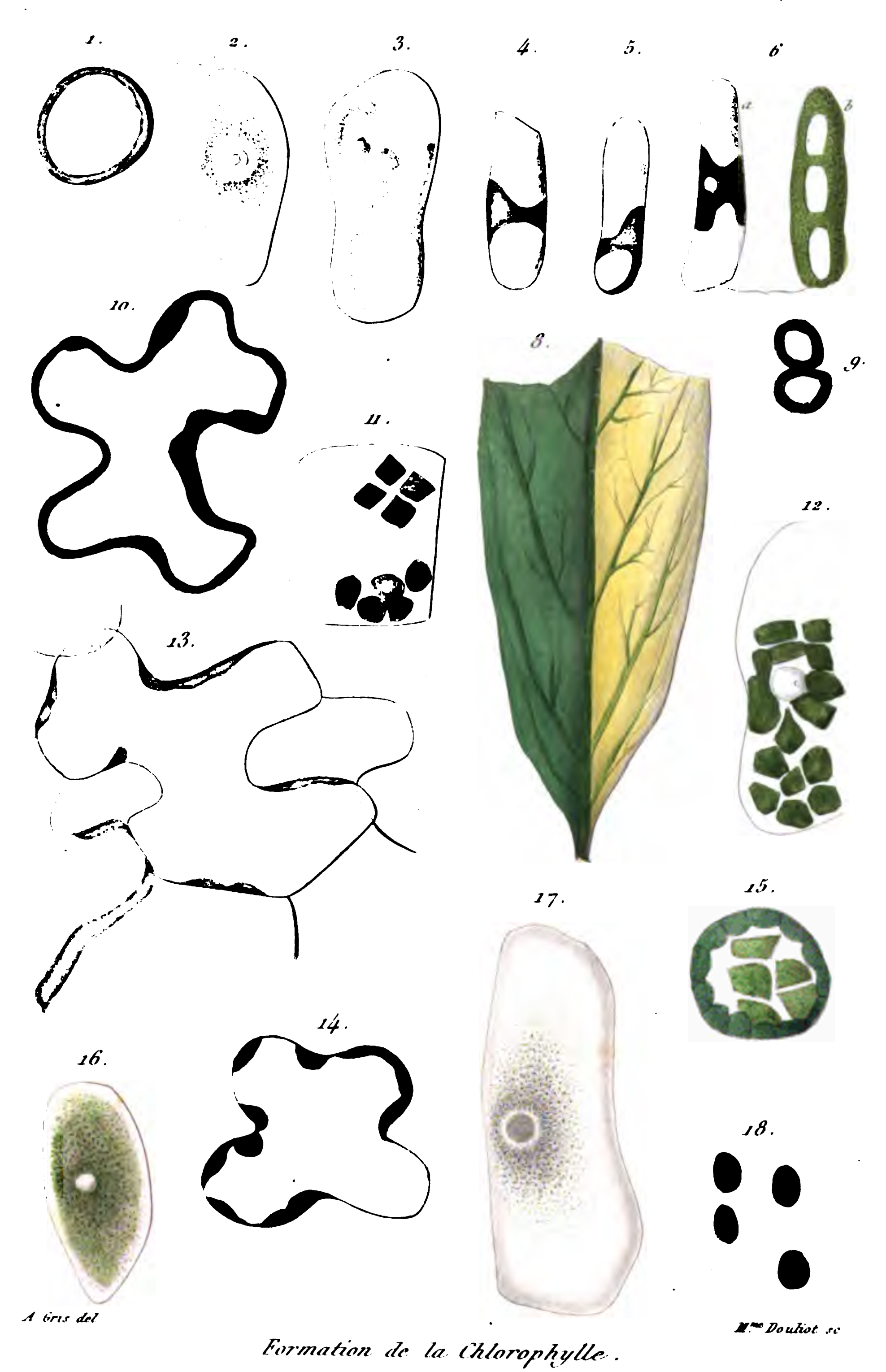
N. Rémond imp. r. Vieille Estrapade, 15, Paris.



A. Gris del. Mme Douliot sc.

Formation de la Chlorophylle.

N. Remond imp. r. Vieille Estrapade 15 Paris.



A. Gris del. Mme Douliot sc.

Formation de la Chlorophylle.

N. Remond, imp. r. Vieille Estrapade 15, Paris.

